

Zur Ökologie und Verbreitung der Froschlurche in den Himalaya-Durchbruchstätern von Zentral-Nepal (Kali Gandaki, Marsyandi)

(Anura, Amphibia)

Von Thomas Späth

Späth, T. (1992): Zur Ökologie und Verbreitung der Froschlurche in den Himalaya-Durchbruchstätern von Zentral-Nepal (Kali Gandaki, Marsyandi) (Anura, Amphibia). – *Spixiana* 15/3: 303–329.

Data of the ecology and distribution of the 12 amphibian species were collected in the 2 transhimalayan gorges of the Marsyandi and Kali Gandaki rivers (Central Nepal) in order to study the effects of the extreme conditions and steep climatic gradients on the autochthonous amphibian fauna. A key for the identification of the amphibians of the area was made. According to their biogeographical derivation, their spawning- and adult-habitats and their distribution in the study area, the 12 species can be divided into three groups: the panoriental, pool spawning species of the open, man-made habitats of the tropical/subtropical zone; the east himalayan-indochinese, brook breeding species of the remaining forest-habitats in the subtropical and humid-temperate regions; and the mainly waterbound, pool- and brook spawning, himalayan-tibetan species of the arid-temperate and subalpine areas. Both pond- and brookbreeders show some quite distinctive adaptations to their spawning habitats. The effects of the steep climatic and isolating topographical factors in the transhimalayan gorges on the anurans seemed to result in increased speciation, i. e. recently there are more closely related species than there is a high degree of intra-specific variation as it could be explained by climatic gradients: the 4 species of the subgenus *Rana* (*Paa*) and the 2 *Bufo* species in the study area might support this assumption. A comparison of the amphibian fauna of the 2 valleys supports the hypothesis, that poikilothermic animals can reach higher altitudes when the conditions are dry and sunny rather than wet and clou-dy. An unusual situation show the *Bufo melanostictus* × *Bufo himalayanus* hybrids, which coexist in most of their distribution area only with one parental species. The total situation reminds of a hybridogenetic reproduction mode, which is known for anurans only from the european *Rana* “*esculenta*” complex. The human impact on the amphibians of the area studied is threefold: positive for the species of the man-made, open habitats of the tropical/subtropical zone; negative for the dense-vegetation-dwellers of the more natural habitats of the subtropical and humid-temperate regions; and more or less balanced for the species of the arid areas.

Dipl.-Biol. Thomas Späth, Mattenweg 13, W-7811 St. Märgen

1. Einleitung

Auf Grund der extremen Variation klimatischer Faktoren auf engstem Raum erschien der zentrale Nepal-Himalaya besonders günstig, um die evolutionsbiologisch und ökologisch interessante Frage

zu untersuchen, inwiefern sich räumlich schnell ändernde klimatische Faktoren auf die Populationen und Arten einer wenig mobilen Tiergruppe ausgewirkt haben.

Von Anfang Mai bis Mitte August 1988 untersuchte ich im zentralen Nepal-Himalaya Biologie und Verbreitung der dort lebenden Froschlurche. Um einen inter- und intraspezifischen Vergleich machen zu können, war es notwendig, möglichst umfassende ökologische, ethologische und morphologische Kenntnis der Froschlurche zu gewinnen. Gegenstand der Untersuchungen waren hauptsächlich die Laichgewässer, als zentralen Platz im Leben der dortigen Anurenpopulationen und Lebensraum der Larven, ferner die Lebensräume der Adulten, Beobachtungen zur Larvalentwicklung sowie jahreszeitliche Veränderungen, wie sie besonders deutlich nach Einbruch des Monsuns auftraten.

Wichtige Arbeitsgrundlage für diese, bisher einzige, ökologische Untersuchung an Anuren im Himalaya waren die klimatisch- und floristisch-ökologischen Untersuchungen von Dobremez & Jest (1971) und Dierl & Gruber (1979) sowie die systematischen und biogeographischen Arbeiten über Anuren von Dubois (1973, 1974, 1975, 1976, 1981) und Nanhoe & Ouboter (1987).

Danksagung

Ganz besonders danken möchte ich Herrn Dr. Ulrich Gruber von der Zoologischen Staatssammlung München, ohne dessen initiale Idee, freundschaftliche Unterstützung und Verbindungen nach Nepal diese Arbeit nicht zu verwirklichen gewesen wäre. Danken möchte ich auch Herrn Prof. Dr. Peter Weygoldt von der Universität Freiburg, der freundlicherweise die Betreuung der Arbeit übernahm, sowie dem Kuratorium der Wissenschaftlichen Gesellschaft in Freiburg für die finanzielle Unterstützung. Für viele anregende Gespräche und die Durchsicht der Arbeit möchte ich Ulrike Vogt hier ebenfalls wärmstens danken.

2. Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet (vgl. Abb. 1), zwischen 83°30' (Westseite der Kali Gandaki Schlucht) und 84°30' östlicher Länge (Osthänge des Marsyanditals), bzw. 28°50' (Kagbeni) und 28° (Dumre) nördlicher Breite, beginnt in Tatopani (1189 m) am Kali Gandaki bzw. in Dumre (453 m) am Marsyandi und verläuft entlang dieser Flüsse bis zu den Ausläufern des Tibetischen Hochlands im oberen Kali Gandakital, wobei der 5416 m hohe Thorong-Paß die z. Zt. einzig begehbbare Verbindung nördlich der Himalayahauptkette zwischen den beiden großen Flußtälern des zentralen Nepal-Himalaya darstellt. Das Untersuchungsgebiet erstreckt sich in Nord/Süd-Richtung innerhalb von 30 km Luftlinie von den subtropisch-monsunfeuchten Breiten hin zu den subalpin-ariden, kontinentalen Zonen des Tibetischen Hochlands. Die West/Ost-Ausdehnung des von den beiden großen Himalaya-Durchbruchstätern Zentral-Nepals begrenzten Annapurna-Massivs beträgt ca. 70 km. Im Untersuchungsgebiet treffen sowohl die tiergeographischen Regionen der Paläarktis und der Orientalis, jeweils mit mehreren Subregionen (Swan & Leviton 1962), als auch die vegetationsgeographischen Einheiten des stark monsunbeeinflussten Sikkim- und des trockeneren Garhwal-Himalaya aufeinander (Troll 1967).

Die Durchbruchstäler des Kali Gandaki und des Marsyandi sind trotz ihrer Verkehrsfeindlichkeit (v. a. im Monsun), die einzige Verbindung zu den Tälern des Inneren Himalaya und sind, soweit es die topographischen Verhältnisse zulassen, stark besiedelt. Das Tal des Kali Gandaki war bis 1959 (Schließung der Grenze nach Tibet durch die Chinesen) der Haupthandelsweg zwischen Indien (Reis und Tuch) und Tibet (Salz und Wolle). Mit Tucke und Marpha (bzw. Manang im oberen Marsyandital) gab es blühende Handelszentren mit städtischem Charakter. Das Kali Gandakital ist zwischen Kabre (1799 m) und Ghasa (2012 m) extrem eng und schroff, öffnet sich aber ab Kalopani (2530 m) zu einem weiten Tal, dessen Talsohle das bis zu 2 km breite Schotterbett des Kali Gandaki bildet. Das Marsyandital ist insgesamt wesentlich enger und schroffer und nur das Manangbhot, der obere Teil des Marsyanditals (3000–3600 m), ist weit und offen.

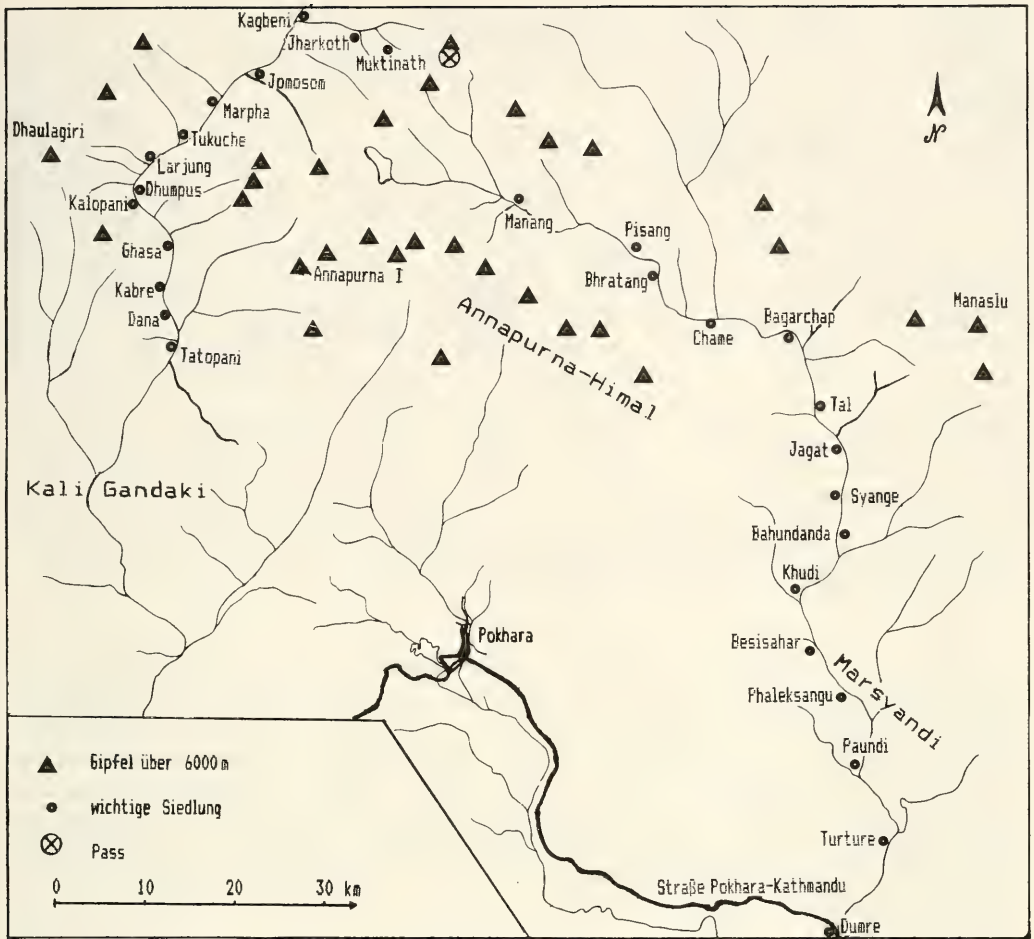


Abb. 1. Das Untersuchungsgebiet in Zentral-Nepal, zwischen den 8000-m-Bergen Dhaulagiri, Annapurna I und Manaslu gelegen. Das Untersuchungsgebiet beginnt in Tatopani (1189 m) am Kali Gandaki bzw. in Dumre (457 m) am Marsyandi und verläuft entlang dieser Flüsse bis Muktinath (3802 m) und Manang (3505 m).

2.1 Das Klima im Untersuchungsgebiet

Der Himalaya bildet eine der bedeutendsten Klimascheiden der Erde. Er trennt das Kontinentalklima Zentralasiens von dem Monsunklima des Indischen Subkontinents. Aus dem Golf von Bengalen kommend, trifft der Monsun in Sikkim und Ostnepal unmittelbar auf den Himalaya und wird an den Südhängen des Gebirges entlang nach Westen abgelenkt. Dies hat zur Folge, daß die Niederschlagsmengen nach Westen hin abnehmen.

Das Massiv des Annapurna zeichnet sich durch besonders große Unterschiede in den Niederschlagsmengen zwischen Nord- und Südseite aus. An den Südhängen des Massivs bei Lumle (1615 m) werden durchschnittliche Jahresniederschläge von über 6000 mm erreicht. Dagegen fallen bei Jomosom, im Regenschatten der Annapurnakette (nur 40 km Luftlinie nördlich von Lumle), gerade noch 264 mm mittlerer Jahresniederschlag (Dierl & Gruber 1979). Nirgendwo ist dieser Kontrast so deutlich ausgeprägt wie in der Schlucht des Kali Gandaki, die den Himalaya an dieser Stelle durchbricht. Für das Tal des Marsyandi gelten ähnliche, jedoch nicht so extreme Bedingungen.

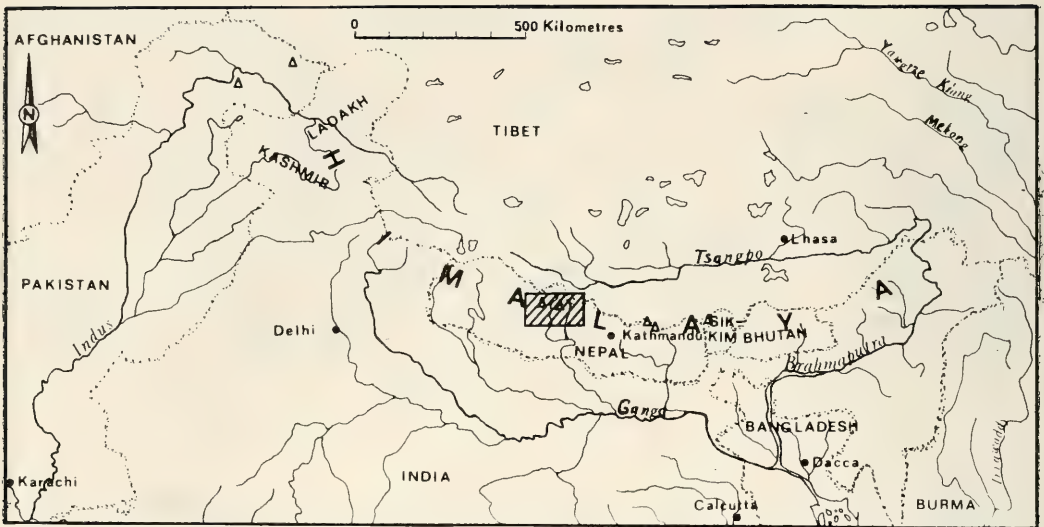


Abb. 2. Der Himalaya mit angrenzenden Ländern. Die schraffierte Fläche, in etwa dem Gebiet von Abb. 1 entsprechend, zeigt die Lage des Untersuchungsgebiets im Himalaya.

Der Wechsel von humidem Monsunklima zu aridem Kontinentalklima vollzieht sich in der Kali Gandakischlucht innerhalb von ca. 10 km zwischen Kabre (1799 m) und Dhumpus (2540 m), (vgl. Abb. 1). Verursacht wird dieser abrupte Übergang durch den „Regenschirmeffekt“ des Himalaya und den föhnartig austrocknenden Südwind, der tagsüber ununterbrochen über die Talsohle bläst. Dieser thermische Ausgleichswind wird durch die starke Ausstrahlung im Tibetischen Hochland verursacht und bewirkt um ca. 2°C höhere Durchschnittstemperaturen im Thak Khola als in entsprechender Höhenlage auf der Annapurna-Südseite (Dierl & Gruber 1979). Außerdem hält der starke Südwind die Talsohle meist wolkenfrei, wodurch die Zahl der Sonnenstunden erhöht wird. Die Aridität nimmt im Thak Khola nach Norden hin zu.

Für das Tal des Marsyandi liegen keine klimatischen Untersuchungen vor, jedoch schließe ich auf Grund der Vegetation (s. 2.2) auf insgesamt etwas feuchtere Verhältnisse als im Kali Gandakital. Eine große „Steilwandkurve“ aus devonischen Gneisen östlich von Pisang im Marsyandital spielt als Klimascheide vermutlich eine große Rolle. Hier werden die letzten Monsunwolken aufgehalten, wodurch das Manangbhot sein trockenes Klima behält. Im Gegensatz zum Kali Gandakital, wo die Klimascheide auf ca. 2500 m liegt, befindet sie sich im nach Südosten offenen und damit dem Eindringen der Monsunwolken stärker ausgesetzten Marsyandital erst auf ca. 3000–3200 m NN und in abgeschwächter Form. Außerdem wehen im Marsyandital keine, dem Kali Gandakital vergleichbaren, thermischen Ausgleichswinde, da das Manangbhot durch das Tibetische Randgebirge gegen das Tibetische Hochland abgeschirmt ist. Daraus resultieren stärkere Bewölkung, kühlere Jahresdurchschnittstemperaturen und geringere Trockenheit als im Kali Gandakital.

2.2 Vegetations- und Klimazonen

1. Tropische Zone: bis etwa 800 m (Khudi, Marsyandital); Die obere Grenze bildet die 21°C-Isotherme; >2000 mm durchschnittlicher Jahresniederschlag; Salwälder (*Shorea robusta*) bilden die potentielle natürliche Vegetation (pnV). Obwohl der Himalaya außerhalb der eigentlichen Tropen liegt, wird auf Grund der Temperatur und Vegetation von einer tropischen Zone gesprochen.

2. Subtropische Zone: bis max. 1800 m (Kabre, Kali Gandakital; im Marsyandital nur bis etwa Jagat, 1400 m); Obergrenze bildet die 15°C-Isotherme; i. d. R. >2000 mm Jahresniederschlag; pnV bilden *Schima-Castanopsis*-Wälder, *Alnus-nepalensis*-Auenwälder und an steilen Hängen hygrophile Eichenwälder.

3. Temperate Zone: bis max. 3500 m; zum vertikalen Temperaturgefälle tritt ein horizontal starkes Niederschlagsgefälle (Wechsel des Klimaregimes, vgl. 2.1); Temperaturschwankungen im Jahresverlauf sind gegenüber den vorhergehenden Zonen wesentlich ausgeprägter:

- in der humid-temperaten Zone (bis ca. 2000 m im Kali Gandakital; bis ca. 2300 m im Marsyandital) dominieren Eichenwälder; mittlere jährliche Niederschlagsmenge: ≥ 1500 mm.
- in der daran anschließenden semihumid-temperaten Übergangszone (Kali Gandakital bis 2500 m, Marsyandital bis 3000 m) stocken v. a. *Pinus excelsa* dominierte Mischwälder mit strauchreichem Unterwuchs; mittlerer jährlicher Niederschlag: 1500–1000 mm.
- in der arid-temperaten Zone liegt die durchschnittliche jährliche Niederschlagsmenge unter 1000 mm (1000–500 mm = semiarid; <500 mm = arid); im Kali Gandakital in der Talsohle ab Tukche, 2600 m; im Marsyandital zwischen 3000–3500 m; trockene *Pinus excelsa*- bzw. *Cupressus-torulosa*-Wälder gedeihen noch bis etwa 400 mm mittlerer Jahresniederschlag.
- bei einer durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge unter 400 mm herrscht kontinentales Steppenklimate; Temperaturschwankungen von 35°C sind keine Seltenheit, die aride Höhensteppenzone (Kältesteppe) des Tibetischen Hochlands ist erreicht: im Kali Gandakital in der Talsohle von Marpha (2667 m) an nordwärts, im insgesamt feuchteren Manangbhot nur kleinräumig in der Umgebung von Manang (3505 m).

4. Subalpine Zone: bis ca. 4200 m; Obergrenze bildet die 5°C-Isotherme; die temperaturbedingte Baumgrenze liegt auf der Annapurna-Nordseite bei max. 4200 m (*Betula utilis* als kälteresistenteste Baumart). Im Mustanggebiet, wo die niederschlagsbedingte kontinentale Baumgrenze das Baumwachstum begrenzt, reicht die Höhensteppe an Stelle von Wäldern bis auf ca. 4200 m.

5. Alpine Zone: bis zur Dauerschneegrenze zwischen 5200 und 5800 m; Obergrenze ist in etwa die 0°C-Isotherme; trockene (Mustang) und feuchte (Manangbhot) alpine Matten reichen bis ca. 5000 m, darüber wachsen sporadisch nur noch einige Spezialisten (z. B. *Corydalis crasissima*).

2.3 Mensch und Natur im Untersuchungsgebiet

In der dicht bevölkerten, tropisch-subtropischen Reisanbauzone, die im Kali Gandakital bis Dana (1446 m) und im Marsyandital bis Jagat (1314 m) reicht (vgl. Abb. 1), sind die ursprünglichen Salwälder (vgl. 2.2) selbst an steilen Hängen weitgehend Reisterrassen und anthropogener Sekundärvegetation (kraut- und strauchreiche Vegetation, die nach der Rodung der ursprünglichen Wälder deren Platz einnimmt) gewichen. Die letzten, einigermaßen zugänglichen Waldreste werden als Brenn- und Bauholz sowie als zusätzliche Futterquelle für Ziegen und Wasserbüffel genutzt und sind deshalb im Bestand licht und an Arten verarmt. Nur wenige Pflanzengesellschaften sind nicht bzw. kaum verändert, so z. B. die der bachbegleitenden Vegetation, die sich, je nach Ausmaß der Wasserstandsschwankungen der Bäche, aus einem mehr oder weniger dichten und breiten Saum aus Hochstauden, Farnen, Sträuchern und Pionierbaumarten (v. a. *Alnus nepalensis*) zusammensetzt. Der Bevölkerungszuwachs verursacht durch zunehmende Entwaldung und Anlegen von Anbauflächen an immer steileren Hängen starke Bodenerosion und im Monsun die gefährlichen Erdbeben.

In der temperaten Zone oberhalb des Reisgürtels stellt zunächst Mais, der in den nach Norden zunehmend trockener und kälter werdenden Tälern des Inneren Himalaya hauptsächlich von Gerste, ferner Kartoffeln, Weizen und Buchweizen abgelöst wird, die Ernährungsgrundlage. Die ursprüngli-

chen Wälder sind durch Waldweidewirtschaft (Rinder, Ziegen und Maultiere, die abgesehen vom Menschen das wichtigste Transportmittel für Waren sind) und Holzentnahme v. a. in der Nähe der Dörfer stark gelichtet und im Unterwuchs verarmt. Bisweilen sind die Bäume vollständig gerodet, woraus in der humid- und semihumid-temperaten Zone eine strauchig-verfilzte, artenarme, anthropogene Sekundärvegetation resultiert.

In den arid-temperaten Gebieten ist die Sekundärvegetation aus Höhensteppen- und Strauchunterwuchsarten der xerophilen Waldformen zusammengesetzt und steppenartig offen, wodurch Bodenerosion v. a. in dieser Zone eine große Rolle spielt. Entsprechend der tropischen und subtropischen Zonen ist die bachbegleitende Vegetation, selbst in der Nähe von Siedlungen, weitgehend unberührt geblieben. An einigen Orten sorgen durch Entwicklungshilfe initiierte Baumschulen für die Wiederaufforstung bzw. Aufrechterhaltung der Wälder. Selbst die alpinen Matten werden im Sommer teilweise von Schafen, Ziegen, Maultieren, Eseln und Pferden beweidet.

Regenfeldbau endet im Kali Gandakital bei Larjung (2550 m, nach Dierl & Gruber 1979) bzw. in Bhratang (2900 m) im Marsyandital (vgl. Abb. 1). Nördlich davon ist kein Winteranbau mehr möglich, und die Felder müssen künstlich bewässert werden. Die schlecht wüchsigen, trockenen und ohnehin lichten Wälder dieser ariden Gebiete sind durch Brenn- und Bauholzentnahme v. a. in Siedlungsnähe weitgehend zerstört. Der Tourismus trägt durch verstärkte Brennholzentnahme (z. T. für warmes Badewasser) zur Entwaldung bei. Gerste und Buchweizen, der bis in 4000 m NN gedeiht, bilden die Ernährungsgrundlage.

3. Material und Methoden

Der Untersuchungszeitraum erstreckte sich vom 1. Mai bis zum 13. August 1988, wodurch sowohl die Verhältnisse in der Trocken- als auch in der Monsunzeit erfaßt werden konnten. Arbeitsgrundlage war die Karte 1:125000 „Around Annapurna“, herausgegeben von Yeti Productions, Kathmandu.

Ich suchte alle erreichbaren Gewässer und deren Umgebung im Untersuchungsgebiet systematisch nach Amphibien ab, wobei sich die Suche tagsüber hauptsächlich auf die Larven, und nachts, mit Hilfe von Taschenlampen, auf die Adulttiere konzentrierte. Mit Fangnetzen oder von Hand habe ich Larven und Adulttiere gefangen, ihre morphologischen Merkmale erfaßt und sie anschließend wieder freigelassen. Hauptsächlich jedoch versuchte ich, die Tiere in ihren Lebensräumen möglichst ungestört zu beobachten, um das natürliche Verhalten und Vorkommen studieren zu können. Da die Amphibienarten des Untersuchungsgebiets sowohl Teil der limnischen als auch der terrestrischen Fauna sind, berücksichtigt diese Studie aquatische und terrestrische Lebensräume gleichermaßen.

Die Bestimmung der Anurenarten des Untersuchungsgebiets erfolgte nach dem Bestimmungsschlüssel von Nanhoe & Ouboter (1987), den ich auch als Grundlage für den von mir neu erstellten Schlüssel der Anurenarten des Kali Gandaki- und Marsyanditals (Vgl. 4.2) verwendete. In der Zoologischen Staatssammlung München befinden sich Belegexemplare der im Untersuchungsgebiet gefundenen Arten.

Um eine ökologische Charakterisierung der Laichhabitats zu erlangen, habe ich von allen Gewässern, in denen sich Laich, Larven oder balzende Adulttiere befanden, folgende Faktoren tabellarisch aufgenommen: Höhenlage, Wassertemperatur, Lufttemperatur (im Gewässer angrenzenden Luftraum zur Zeit der Wassertemperaturmessung), Lage + Exposition, Substrat, Gewässertyp, Begleitfauna und Bewuchs (im Rahmen bestimmbarer Taxa).

Zusätzlich erfaßt habe ich, soweit möglich, die natürliche bzw. anthropogene Herkunft der Gewässer. Nicht berücksichtigt sind hydrochemische Faktoren, da eine Reihe von Untersuchungen dahingehend keine unmittelbaren Einflüsse auf die Laichplatzwahl von Amphibien erbrachten (vgl. Schmidtler & Gruber 1980). Einige ausgewählte Gewässer suchte ich in regelmäßigen Abständen auf, um quantitative Untersuchungen über Entwicklung und Verteilung von Larven sowie über Balzintensität und Balzdauer der Adulten zu machen.

Als Faktoren für eine Charakterisierung der Landlebensräume habe ich die Höhenlage (als Makroklimaindikator) und die das Makroklima modifizierenden örtlichen Standortfaktoren, wie Vegetation, Lage und Exposition, erfaßt. Da der Himalaya nicht pflanzensoziologisch untersucht ist, habe ich versucht, etwaige Bindungen an Vegetationsformen (z. B. Waldtypen, bachbegleitende Vegetation) zu berücksichtigen. Außerdem waren Verhalten und vergleichende intraspezifische Morphologie adulter Anuren Gegenstand meiner Untersuchungen.

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1 Die gefundenen Arten

Alle im Untersuchungsgebiet gefundenen Amphibienarten gehören der Ordnung Anura an; für ein Vorkommen von Arten der Ordnung Urodela gibt es bisher keine Hinweise (vgl. Dubois 1974 + 1981, Nanhoe & Ouboter 1987).

- Bufoidea: *Bufo melanostictus* Schneider, 1799
Bufo himalayanus Günther, 1864
(*Bufo himalayanus* × *Bufo melanostictus* Hybride)
- Pelobatidae: *Megophrys parva* (Boulenger, 1893)
Scutiger alticola (Procter, 1922)
- Ranidae: *Amolops formosus* (Günther, 1875)
Amolops afghanus (Günther, 1858)
Rana (Untergattung *Paa*) *liebigii* Günther, 1860
Rana (*Paa*) *sikimensis* Jerdon, 1870
Rana (*Paa*) *rostandi* Dubois, 1974
Rana (*Paa*) *polunini* Smith, 1951
Rana (*Dicroglossus*) *limnocharis* Annandale, 1917
Rana (*Dicroglossus*) *cyanophlyctis* Schneider, 1799

Eine weitere Art, *Rana* (*Altirana*) *parkeri* Stejneger, 1927, von der Dubois am 29.8.1974 bei Jomosom ein juveniles Tier fand, möchte ich der Vollständigkeit halber hier ebenfalls erwähnen. Bei *Rana limnocharis* handelt es sich laut Dubois (1975) in Nepal um eine Gruppe von 4 Arten, die sich signifikant nur durch die Rufe der Männchen unterscheiden. In Anbetracht der von Dubois (1975) erstellten Verbreitungsareale könnte es sich im Untersuchungsgebiet um *Rana syhadrensis* bzw. *Rana nepalensis* handeln, die sich nach Nanhoe & Ouboter (1987) morphologisch jedoch nicht unterscheiden. Nach Nanhoe & Ouboter (1987) wurde die Existenz von Hybriden zwischen *Bufo melanostictus* und *Bufo himalayanus* schon 1912 von Annandale erwähnt und von Dubois 1981 bestätigt.

4.2 Bestimmungsschlüssel für die Amphibienarten des Kali Gandaki- und Marsyanditals

In diesem Bestimmungsschlüssel verzichte ich weitgehend auf Farbmerkmale, da diese bei den meisten Arten starker Variation unterliegen. Laich- und Larvenmerkmale habe ich, sofern möglich, in den Schlüssel aufgenommen.

1. Große Ohrdrüsenwülste hinter den Augen; Haut warzig und trocken. * die stark pigmentierten, lichtunempfindlichen Larven metamorphosieren bei max. 32 mm Länge; i. d. R. massenhaft auftretend, meist im offenen Wasser; Mundrandpapillen nur an den Mundseiten. * Paarige, lange und dünne Laichschnüre, i. d. R. im offenen Wasser; große Anzahl kleiner, dunkler, dotterarmer Eier Bufonidae
- Ohne große Ohrdrüsenwülste. * Larven metamorphosieren bei deutlich über 32 mm Länge; agiler, nicht schwarz, selten dunkelbraun; tagsüber verborgen oder in Schulen, in denen die Larven parallel zueinander ausgerichtet sind; nie massenhaft auftretend; Mundrandpapillen auf der Unterlippe einen durchgehenden Saum bildend. * Eier einzeln oder als kurze dicke Laichschnüre unter Steinen festgemacht oder in Laichballen an der Wasseroberfläche; große dotterreiche Eier 2
2. Pupillen vertikal; entweder krötenartiger Habitus mit vielen Warzen oder aber oberes Augenlid mit deutlicher Kante und Schnauzenspitze, die weit über das Maul hinausragt; Männchen umklammern Weibchen während der Paarung in der Lendengegend (Amplexus lumbalis), sehr lichtscheu. * Larven bei Beginn der

Metamorphose über 90 mm lang oder Larven mit großem trichterförmigem, dorsal gelegnem Maul.
 * Laich wird in kurzen dicken Schnüren unter Steinen oder Holz unter Wasser angebracht . Pelobatidae
 – Nicht krötenartig bzw. nicht mit deutlich kantigem oberem Augenlid und weit über das Maul hinausragender Schnauzenspitze; Haut feucht, glatt oder mit nur wenigen Warzen; i. d. R. lange Hinterbeine; Amplexus axillaris. * Larven bei Beginn der Metamorphose kleiner 90 mm, bzw. ohne trichterförmiges Maul. * Eier werden einzeln unter Steinen oder als Laichballen an der Wasseroberfläche abgelegt
 Ranidae

Bufonidae

1. Erhöhte, schwarze, supraorbitale Kopfleisten; alle Warzen mit schwarzen Spitzen; Kopf-Rumpf-Länge bei Adulten < 65 mm; Tympanum mindestens Zweidrittel der Größe des Auges; erster Finger länger als der zweite; Ohrdrüsen nierenförmig; Tarsus-Metatarsus-Gelenk reicht (bei gestreckter, längs am Körper angelegter Hinterextremität) höchstens bis zum Auge. * Larven braun; bei Beginn der Metamorphose max. 25 mm lang; Ansatz der Supraorbitalleisten deutlich sichtbar *Bufo melanostictus*
- Supraorbitalleisten schwach ausgebildet; Warzenspitzen selten schwarz gefärbt; Kopf-Rumpf-Länge bei Adulten > 70 mm; Tympanum weniger als Zweidrittel der Augengröße; zweiter Finger länger als der erste; Schädeldach tief konkav; Ohrdrüsen sehr groß, mindestens so lang wie der Kopf, nicht nierenförmig; Tarsus-Metatarsus-Gelenk reicht über das Auge hinaus; während der Balz Flanken rotfleckig. * Larven schwarz; bei Beginn der Metamorphose max. 32 mm lang; Supraorbitalleistenansatz nicht sichtbar *Bufo himalayanus*

Pelobatidae

1. Haut glatt; oberes Augenlid mit deutlicher Kante; Schnauzenspitze ragt weit über das Maul hinaus; erhöhte, kantige Supratympanalfalte; Kopf-Rumpf-Länge bis 31 mm; Finger- und Zehenspitzen leicht verdickt; dreieckiger dunkler Fleck zwischen den Augen. * Larven mit großem, dorsal gelegnem, trichterförmigem Maul, tag- und nachtaktiv; äußerst flink; bei Beginn der Metamorphose max. 40 mm lang *Megophrys parva*
- Haut warzig; oberes Augenlid abgerundet; Schnauzenspitze ragt kaum über das Maul hinaus; Männchen durchschnittlich 50 mm, Weibchen 55 mm lang; bei Männchen dunkle, nierenförmige, paarige Felder auf der Brust, die während der Balz schwarz und verhornt sind, außerdem Brunftschwielen an den ersten drei Fingern. * Larven bei Beginn der Metamorphose über 90 mm groß; nachtaktiv. * Dicke, kurze Laichschnüre unter Steinen in fließendem Wasser *Scutiger alticola*

Ranidae

1. Große Saugscheiben an Fingern und Zehen; Spritzzone schnell fließender Bergbäche. * Larven mit breitem Saugmaul und großem Bauchsaugnapf Gattung *Amolops*
- Finger und Zehen ohne Saugscheiben. * Larven ohne breites Saugmaul und Bauchsaugnapf Gattung *Rana* 2
2. Ohne Tympanum; Fersengelenk reicht max. bis zur Schulter Untergattung *Altirana* (*Rana parkeri*)
- Tympanum vorhanden, z. T. nicht deutlich sichtbar; Fersengelenk reicht stets über die Schulter hinaus 3
3. Männchen mit deutlichen sekundären Geschlechtsmerkmalen während der Balzzeit (schwarze Hornschwielen an Fingern, verdickte Unterarme, Hornschwielen im Anallbereich); Tympanum nicht deutlich sichtbar, da teilweise durch Supratympanalfalte verdeckt, weniger als halb so groß wie das Auge; meist in Bergbächen. * Larven lichtscheu; Körper etwas abgeflacht; kräftiger, relativ langer Schwanz mit schwach entwickelten Flossensäumen; kräftige Hornkiefer. * Eier werden einzeln unter Steinen angeheftet; Eier dotterreich, stets > 15 mm Untergattung *Paa*
- Männchen ohne sekundäre Geschlechtsmerkmale während der Balzzeit; Tympanum deutlich sichtbar, etwa Zweidrittel der Größe des Auges; stehende oder langsam fließende Gewässer. * Larven nicht lichtscheu; Körper nicht abgeflacht; Schwanz mit höheren Flossensäumen; keine bzw. kleine Hornkiefer. * Laichballen an der Wasseroberfläche, Eier stets < 15 mm Untergattung *Dicroglossus*

Gattung *Amolops*

1. Haftscheiben der Finger deutlich größer als Haftscheiben der Zehen; Haut glatt; Kopf-Rumpf-Länge bei Männchen 52–66 mm, Weibchen 53–85 mm *Amolops formosus*
- Haftscheiben der Finger etwa so groß wie die der Zehen; Haut gekörnt; Kopf-Rumpf-Länge bei Männchen durchschnittlich 34 mm, bei Weibchen 62 mm *Amolops afghanus*

Gattung *Rana*, Untergattung *Paa*

1. Kopf-Rumpf-Länge zwischen 53 und 117 mm; Körper relativ massig. * Larven metamorphosieren über 60 mm Länge 2
- Kopf-Rumpf-Länge zwischen 27 und 72 mm; Körper schlank. * Larven metamorphosieren i. d. R. unter 60 mm Länge 3
2. Rückendrüsleisten mehrfach unterbrochen; Fersengelenk reicht max. bis zum Auge; Schwimmhäute zwischen den Zehen tief konkav eingeschnitten; Kopf-Rumpf-Länge zwischen 53 und 117 mm bei Männchen bzw. 61 und 117 mm bei Weibchen; balzende Männchen mit schwarzen, verhornten Schwielen an Fingern, Brustseiten und an den verdickten Armen. * Larven metamorphosieren zwischen 70 und 80 mm; wenig Mundrandpapillen; 2–4 Zahnreihen auf der Oberlippe *Rana liebigii*
- Rückendrüsleisten durchgehend; Fersengelenk reicht bis zur Schnauzenspitze; Schwimmhäute zwischen den Zehen schwach konkav bis geradlinig; Kopf-Rumpf-Länge 63 mm bei Männchen, 60–88 mm bei Weibchen; balzende Männchen mit spitzen, gebogenen Hornschwieneln in der Analregion; keine verdickten Arme. * Larven metamorphosieren zwischen 60 und 75 mm; viele Mundrandpapillen; mehr als 4 Zahnreihen auf der Oberlippe *Rana sikimensis*
3. Fersengelenk reicht über die Schnauzenspitze hinaus; Schwimmhäute zwischen den Zehen schwach konkav; Iris goldfarben; Pupille rautenförmig; Kopf-Rumpf-Länge 34–57 mm bei Männchen und 51–72 mm bei Weibchen. * Larven ohne Mundrandpapillen; Schwanz kräftig, mit dunklen Querbändern. * Eier sehr dotterreich, bis 25 mm groß, Gelege mit weniger als 60 Eiern *Rana rostandi*
- Fersengelenk reicht zwischen Auge und Nasenloch; Schwimmhäute zwischen den Zehen tief konkav; Iris olivbraun; Pupille oval; Kopf-Rumpf-Länge 27–43 mm bei Männchen und 36–53 mm bei Weibchen. * Larven mit Mundrandpapillen; Schwanz ohne dunkle Querbänder. * Eier ca. 15 mm, Gelege mit z. T. mehr als 100 Eiern *Rana polunini*

Gattung *Rana*, Untergattung *Dicroglossus*

1. Erster Finger länger als der Zweite; meist helles, medianes Rückenband; kurze longitudinale Drüsleisten auf dem Rücken; Finger höchstens zu zweidrittel mit Schwimmhäuten; 27–56 mm. * Larven meist in Schulen (i. d. R. 6–14 Tiere), parallel zueinander ausgerichtet; nicht scheu; relativ transparent mit hellem, medianem Rückenstreif; ohne Hornkiefer. * Laichballen einschichtig an Wasseroberfläche *Rana limnocharis* Gruppe
- Zweiter Finger länger als der erste; ohne Rückenband; ohne Drüsleisten; Finger vollständig mit Schwimmhäuten; 30–50 mm. * Larven nicht in Schulen; sehr scheu; jüngere Larven dunkelbraun, ältere hellbraun; mit Hornkiefer. * Mehrschichtig Laichballen *Rana cyanophlyctis*

4.3 Übersicht über Verbreitung und Ökologie der Anurenarten des Untersuchungsgebiets

Erklärungen zu den Kolonnen von Tabelle 1:

Art: Abkürzungen der gefundenen Anurenarten: *Bufo melanostictus* = B_m, *Bufo himalayanus* = B_h, *Megophrys parva* = M_p, *Scutigera alticola* = S_a, *Amolops formosus* = A_f, *Amolops afghanus* = A_a, *Rana liebigii* = R_L, *Rana sikimensis* = R_s, *Rana rostandi* = R_R, *Rana polunini* = R_p, *Rana limnocharis* = R_L, *Rana cyanophlyctis* = R_c.

Verbreitung: M = Marsyandital, KG = Kali Gandakital.

Adulthabitat: Aufnahme siehe Material & Methoden.

Art	Verbreitung (Tal, Höhe, Zone)	Adulthabitat (Typ)	Temp. (\varnothing , °C)	Temp. (δ , °C)	Laichgewässer ephem. (%)	anhr. (%)	Deckg. (\bar{x})	Laichzeit (Monat)	Fortpflanzung (Modus)	Larven (Typ + Art der Ernährung)	Dauer der Entwicklung	Eiablage
B _m	KG+M: bis 1260 m tropisch- subtropisch	anthropogen- offen	26.8	13.5 v. a. stehende Gewässer	60	20	1.5	?-4-8-?	opportunistisch; meist in Fortpflanzungs- gesellschaften	Stillwasser- Weidegänger	< 2 Monate	im freien Wasser
B _n	KG+M: 1190-2600 m subtropisch- temperat arid	offen + Randbereiche d. Vegetation	19.8	23 v. a. stehende Gewässer	42	9	2	?-4-8-? > 2550 m nur bis 6	opportunistisch; meist in Fortpflanzungs- gesellschaften	Stillwasser- Weidegänger	6 bis > 10 Wochen	im freien Wasser
M _p	KG: 1190-2050 m subtropisch- temp. semihumid	dichte Vegetation	18.6	8 Bäche	-	-	2	6-8-?	opportunistisch; individuell, nie in Fortpflanzungs- Gesellsch.	Fließwasser- Neustonfresser	etwa 1 Jahr	unter Holz und Steinen befestigt
S ₃	KG: 3510-3800 m aride Kältesteppe	Laichgewässer	16.6	3.5 Fließgewässer (Bäche und Bewässerungskanäle)	-	40	1	5-8-?	opportunistisch; individuell und in kleinen Gesellsch.	Fließwasser- Weidegänger	> 1 Jahr, vermutlich mehrere J.	unter Steinen befestigt
A _r	KG: 1190-2530 m subtropisch- temp. semihumid	bachbegleitende Vegetation, gewässernah	16.7	6.5 Bäche	-	-	-2	?	?	Fließwasser- Weidegänger	?	unter Steinen befestigt
A _s	KG: 1190-1260 m subtropisch	bachbegleitende Vegetation, gewässernah	21	- Bäche	-	-	1	6	individuell	Fließwasser- Weidegänger	?	unter Steinen befestigt
R _L	KG+M: 1720-2680 m temperat humid- temp. semiarid	dichte Vegetation, gewässernah	14.5	9.5 Bäche	-	-	2.5	5-6-?	opportunistisch; individuell	Fließwasser- Weidegänger	> 1 Jahr	unter Steinen befestigt
R _s	KG: 1190-2050 m subtropisch- temp. semihumid	dichte Vegetation	19.2	8 Bäche	-	-	1	7-8-?	opportunistisch; individuell	Fließwasser- Weidegänger	etwa 1 Jahr	unter Steinen befestigt
R _R	KG: 2000-2770 m temp. semihumid- temperat arid	offen + Vegetation, gewässernah	15.5	15.5 (17) 72% Bäche	11	11	2	6-8-?	opportunistisch; individuell	Fließwasser- Weidegänger	> 1 Jahr	unter Steinen befestigt
R _p	KG+M: 2600-3700 m temp. semihumid- aride Kältestep.	Laichgewässer	18.6	20 47% Fließgewässer	-	29	2	5-8-?	opportunistisch; individuell	Fließwasser- Weidegänger	> 1 Jahr	unter Steinen befestigt
R ₁	M: bis 1310 m tropisch- subtropisch	anthropogen- offen	34.7	10.5 überflutete Reisfelder	100	100	1	6/7	Explosivlächer; in Fortpflanzungs- gesellschaften	Stillwasser- Filterierer	ca. 6 Wochen	an der Wasserober- fläche
R _c	M: bis 820 m tropisch	anthropogen- offen, gewässernah	32.2	7 stehende Gewässer	78	78	1	6/7	Explosivlächer; meist in Fortpflanzungs- Gesellschaften	Stillwasser- Weidegänger	6-8 Wochen	an der Wasserober- fläche

Tab. 1: Übersicht über Verbreitung und Ökologie der Anurenarten der beiden großen Himalayadurchbruchstäter Zentral-Nepals (Erklärungen siehe Text).

Laichgewässer: 1. Kolonne: Durchschnittstemperaturen der Laichgewässer, wobei bei B_m die Zahl der erfaßten Gewässer $N = 10$ ist, bei B_n $N = 31$, $M_p = 8$, $S_a = 5$, $A_r = 2$, $R_L = 5$, $R_s = 7$, $R_R = 18$, $R_p = 12$, $R_L = 7$ und $R_c = 9$; 2. Kolonne: max. Temperaturspanne zwischen den erfaßten Gewässern; 3. Kolonne: prozentualer Anteil temporärer Laichgewässer; 4. Kolonne: prozentualer Anteil anthropogener Laichgewässer; 5. Kolonne: Median der Deckung (= von Wasserpflanzen bewachsene Fläche des Gewässers in bezug auf die Gewässergesamtfläche), wobei 1: <5%, 2: 5–25%, 3: 25–50%, 4: 50–75%, 5: 75–100% entspricht.

Laichzeit: 1–12 bedeutet Januar–Dezember, so bedeutet z. B. ?–4–8–? Laichzeit mindestens von April bis August.

Fortpflanzung: Unterscheidung in opportunistische und Explosivlaicher nach Wells 1977 (vgl. 4.5).

Larven: Typeneinteilung nach Duellman & Trueb 1986.

Entwicklungsdauer: direkte und interpretierte Beobachtungen aufgrund verschiedener Larvalstadien.

4.4 Verbreitung und Habitate der Anurenarten des Untersuchungsgebiets unter tiergeographischen Gesichtspunkten

Die ökologische Komplexität der beiden großen Flußtäler des zentralen Nepal-Himalaya, verursacht durch geologische Prozesse, die zu großen Klima- und daraus resultierenden Vegetationsunterschieden führten sowie durch den Einfluß des Menschen, der auch in diesem Gebiet einen der wichtigsten, rezenten, ökologischen Faktoren darstellt, spiegelt sich auch in der Zusammensetzung der Anurenfauna.

Da eine rezente Fauna eine Folge sowohl ökologischer als auch historischer Faktoren ist, lassen sich Verbreitung und Habitate der Anurenarten des Untersuchungsgebiets im Zusammenhang mit ihrer tiergeographischen Herkunft bzw. Zuordnung eventuell besser verstehen. Die Anurenfauna des Untersuchungsgebiets läßt sich, entsprechend ihrer tiergeographischen Zuordnung (nach Nanhøe

	tropische Zone, bis 800 m	subtropische Zone, 800–1800 m	temperat-humide Zone, 1800–2500 m	temperat-aride Zone, 2500–3500 m	subalpine Zone, 3500–4200 m
Arten					
anthropo-		<i>Rana cyanophlyctis</i>			
gener		<i>Rana limnocharis</i>			
Habitate		<i>Bufo melanostictus</i>			
ubiquiste		<i>Bufo himalayanus</i>			
Arten			<i>Rana rostandi</i>		<i>Scutiger alticola</i>
			<i>Rana polunini</i>		
Arten		<i>Amolops afghanus</i>			
ausschließlich		<i>Amolops formosus</i>			
natürlicher		<i>Megophrys parva</i>			
		<i>Rana sikimensis</i>			
Habitate			<i>Rana liebighii</i>		

Abb. 3. Das Vorkommen der 12 Anurenarten des Untersuchungsgebiets in bezug auf Klimazonen und Habituarsprung. Die Höhenangaben der subtropischen bis subalpinen Zonen entsprechen der Situation im Kali Gandakital (vgl. 2.2). (Eine Art ist auch dann einer bestimmten Zone zugerechnet, wenn die Verbreitung der Art nicht über die gesamte Höhenausdehnung dieser Zone reicht.)

& Ouboter 1987), ihrer Habitats (vgl. Tab. 1) und ihrer Verbreitung im Untersuchungsgebiet (vgl. Tab. 1) in drei Gruppen einteilen (vgl. auch Abb. 3):

1. Die Arten der anthropogen-offenen Habitats der tropischen und subtropischen Zone: Hierzu zähle ich die panorientalischen Arten *Bufo melanostictus*, *Rana cyanophlyctis* und *Rana limnocharis*. Nach Nanhoe & Ouboter (1987) handelt es sich um in Indien und Südostasien weit verbreitete Arten der dicht besiedelten, offenen Kulturlandschaften. Im Untersuchungsgebiet kommen sie individuenreich in der dicht besiedelten Reisanbauzone des Nepalesischen Mittellandes vor, i. d. R. an offenen Standorten in unmittelbarer Umgebung von Feldern, Wegen und Siedlungen. Ihr Vorkommen endet dort, wo die Wälder beginnen. Der Anteil anthropogener Laichgewässer war bei diesen drei Arten hoch (vgl. Tab. 1).

2. Die Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in den meist reliktiären natürlichen Lebensräumen der subtropischen und feucht-temperaten Zone (feucht = humid + semihumid: s. Vegetations- und Klimazonen). Solche Lebensräume sind zum einen die letzten Wälder, zum anderen die bachbegleitende Vegetation: Hierzu zähle ich die osthimalayanischen Arten *Megophrys parva*, *Amolops afgha-*

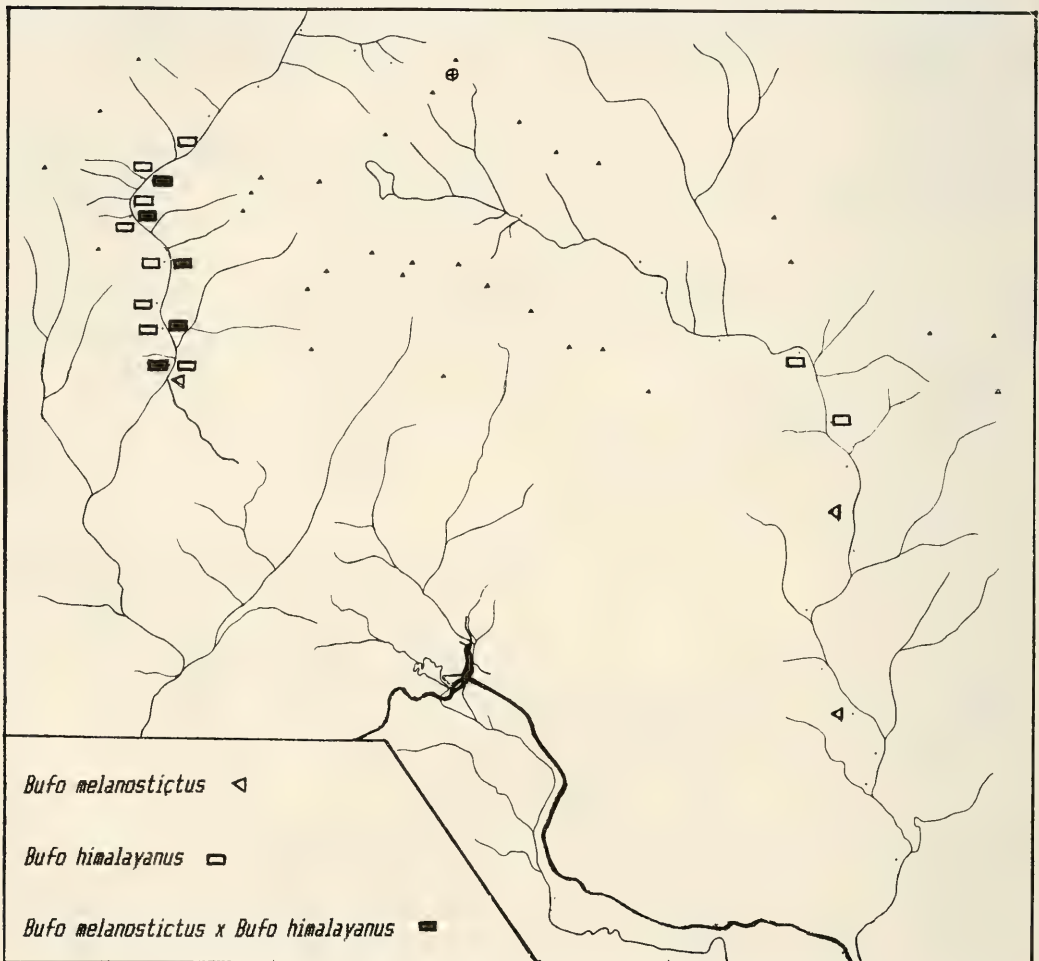


Abb. 4. Verbreitung von *Bufo* im Untersuchungsgebiet. Legende vgl. Abb. 1.

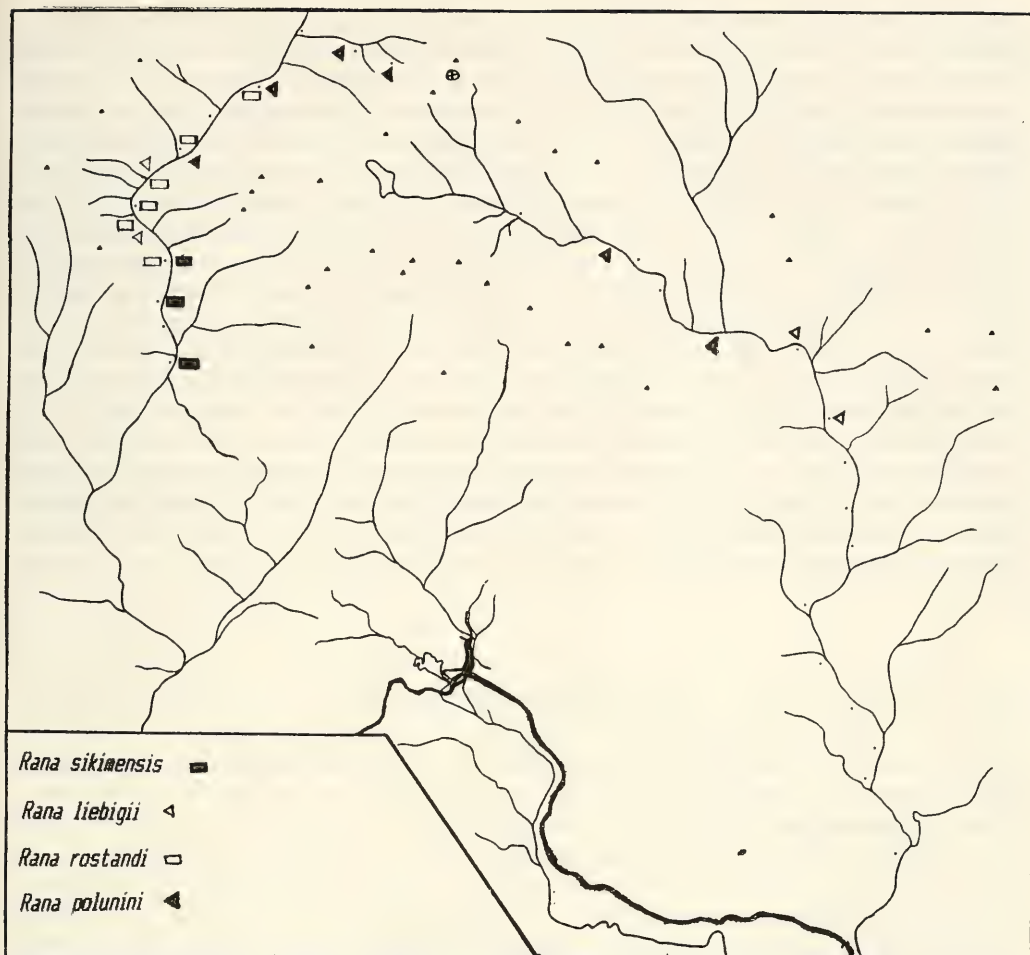


Abb. 5. Verbreitung von *Rana* (*Paa*) im Untersuchungsgebiet. Legende vgl. Abb. 1.

nus, *Rana sikimensis*, *Rana liebigii* und die panhimalayanisch-indochinesische Art *Amolops formosus*. Nach Nanhoe & Ouboter (1987) handelt es sich um dichte Vegetation bewohnende Arten mit Verbreitungsschwerpunkt im äußerst niederschlagsreichen Sikkim-Himalaya (Osthimalaya). In den etwas trockeneren Gebieten zwischen Ost- und Zentral-Himalaya weitgehend fehlend, sind diese Arten mit einem disjunkten Areal in den niederschlagsreichen Zonen des Zentral-Himalaya vertreten. Außer *Amolops formosus* sind alle Arten himalayaendemisch, die Gattungen und Untergattungen weisen jedoch auf indochinesischen Ursprung hin. *Amolops afghanus*, *Amolops formosus*, *Rana liebigii* und *Megophrys parva* beschränkten sich im Untersuchungsgebiet auf dichte, bachbegleitende Vegetation, wobei *Megophrys parva* und *Rana liebigii* gelegentlich auch in Waldrandbereichen und anthropogener Sekundärvegetation zu finden waren. Wo dichte Vegetation zerstört war oder natürlicherweise fehlte (auf Grund zunehmender Trockenheit und Höhe, bzw. an Bächen mit breitem Schuttfächer), fand ich keine Individuen dieser fünf Arten. *Rana sikimensis* traf ich außerhalb der Balzzeit hauptsächlich in gewässerfernen Wäldern an. Die Laichgewässer dieser fünf Arten waren ausschließlich natürlichen Ursprungs.

3. Die Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in der trocken-temperaten und subalpinen Zone (trocken = arid + semiarid): Hierzu rechne ich *Rana rostandi*, *Rana polunini* und *Scutigera alticola*. *Rana rostandi*, die einzige endemische Art des Zentral-Himalaya, dominiert im Kali Gandakital, zusammen mit der panhimalayanischen Art *Bufo himalayanus*, in der semihumid- bis arid-temperaten Zone. *Rana polunini*, ebenfalls eine panhimalayanische Art, bewohnt Gewässer sowohl der temperat-humiden Eichenwälder als auch der subalpin-ariden Höhensteppe. Im Kali Gandakital ist *Rana polunini* jedoch auf die aride Höhensteppenzone beschränkt. *Bufo himalayanus* und *Rana polunini* sind vermutlich auf Grund ihrer großen ökologischen Amplitude, die man bei panhimalayanischen Arten postulieren darf, im Untersuchungsgebiet am weitesten verbreitet (Verbreitung *Bufo himalayanus*: 1 190–2 600 m NN, *Rana polunini* 2 600–3 770 m NN). *Scutigera alticola*, eine tibetische Art (Region Paläarktis), ist auf die subalpin-aride Kältesteppe im Jhong Khola beschränkt. Die Gattung *Scutigera* (7 Arten) ist eine himalayaendemische Gattung, die nach Liu (1950) ihren Ursprung in den kontinental ariden Gebieten Westchinas hat. In bezug auf die Herkunft ihrer Laichgewässer nehmen diese Arten eine Zwischenstellung zwischen den vorhergehenden Gruppen ein (vgl. Tab. 1).

Die 12 Anurenarten des Untersuchungsgebietes waren genau in den Habitattypen und den Klimazonen anzutreffen, die den klimatischen Gegebenheiten ihrer eigentlichen Stammgebiete entsprechen. Die abiotischen Bedingungen in den beiden Durchbruchstätern des zentralen Nepal-Himalaya sind demzufolge so mannigfaltig wie die der tiergeographischen Einheiten, die durch die jeweils zugehörigen Anurenarten repräsentiert sind.

4.5 Laichgewässeranpassungen

Die Anurenarten des Untersuchungsgebiets lassen sich in bezug auf ihre Laichplätze (vgl. Tab. 1) in zwei Gruppen aufteilen:

1. Die Stehgewässerlaicher: *Bufo*, *Dicroglossus* (vgl. 4.1).
2. Die Bachlaicher: Pelobatidae, *Paa*, *Amolops* (vgl. 4.1).

1. Die stehgewässerlaichenden Arten (*Bufo*, *Dicroglossus*)

Alle Stehgewässerlaicher des Untersuchungsgebiets legten ihre Eier in Schnüren im offenen Wasserkörper (*Bufo*) oder als Laichballen an der Wasseroberfläche ab (*Dicroglossus*), wodurch diese der Sonneneinstrahlung voll exponiert waren.

Die Stehgewässerlaicher zeichneten sich durch eine relativ kurze Larvalentwicklungsdauer von i. d. R. weniger als 2 Monaten aus, was sicherlich mit der – in bezug auf die Bachlaicher – vergleichsweise hohen Temperatur (durchschnittlich: 28,4°C) der Laichgewässer zusammenhängt. Eine hohe Laichgewässertemperatur (und dadurch schnellere Larvalentwicklung) wurde begünstigt durch:

- a) Exponierte Laichgewässer (87,7% der Laichgewässer waren voll exponiert).
- b) Geringen Laichgewässerbewuchs (der Medianwert der Laichgewässerdeckung lag bei 1,25, d. h. die Laichgewässer waren $\leq 5\%$ mit Wasserpflanzen bedeckt).
- c) Exponierte Laichablage.
- d) Häufiges Laichen in temporären Kleingewässern (über deren mögliche Bedeutung s. u.).

Alle 4 Arten laichten in mehr oder weniger großen Fortpflanzungsgemeinschaften, in denen teilweise viele Tiere auf engem Raum zusammenkamen. Bei den Kröten und *Rana cyanophlyctis* kam es an kleinen isolierten Gewässern auch zum Ablachen einzelner oder weniger Paare gleichzeitig.

Die Rufe der Männchen waren untereinander synchronisiert (vgl. Duellman & Trueb 1986, pp. 97–107), d. h. ein rufendes Männchen wirkte auf benachbarte Männchen rufauslösend. Da die Männchen stets vor den Weibchen zu den Laichgewässern kamen und riefen, haben die Rufe vermutlich sowohl lockende als auch territoriale Funktion (vgl. auch Dubois 1977a bzgl. *R. limnocharis* und *R. cyanophlyctis*). Die Territorien der Männchen waren im Gegensatz zu den linearen Territorien der balzenden Bachlaichermännchen (s. u.) eher flächig-zweidimensional (vgl. auch Dubois 1977a bzgl. *R. limnocharis* und *R. cyanophlyctis*), was ihnen eine optimale räumliche Aufteilung ihrer Laichgewässer ermöglichte.

Bei allen 4 Arten bestand das Ruf-Repertoire der Männchen aus Einzelrufen und Rufserien und war gegenüber dem der Bachlaichermännchen umfangreicher, was möglicherweise mit der höheren sozialen Dynamik in den Fortpflanzungsgemeinschaften zusammenhängt.

Die Kröten sind sogenannte opportunistische Laicher (prolonged breeders, nach Wells 1977), d. h. die Eiablage der Weibchen kann über einen längeren Zeitraum hinweg wiederholt ausgelöst werden (durch Regen z. B.). *Rana cyanophlyctis* und *Rana limnocharis* sind Explosivlaicher (nach Wells 1977), d. h. eine bestimmte, seltene Konstellation von Umweltfaktoren bzw. deren Änderung löst die Fortpflanzungsaktivitäten der gesamten Population aus. Die ersten schweren Regenfälle des Monsuns stellen für *R. cyanophlyctis* und *R. limnocharis* vermutlich solch einen auslösenden Umweltfaktor dar. Als Explosivlaicher mit kurzer Entwicklungsdauer sind *R. cyanophlyctis* und *R. limnocharis* offensichtlich gut an temporäre Laichgewässer angepaßt. Darüberhinaus scheint das Laichen in temporären Gewässern auch Vorteile zu bieten (s. u.).

2. Die bachlaichenden Arten (Pelobatidae, *Paa*, *Amolops*)

Die bachlaichenden Anurenarten des Untersuchungsgebiets (bzgl. *Amolops*, s. Obst et al. 1988) legten ihre Eier unter Wasser – meist in Stillwasserzonen unter Steinen befestigt – ab. Dieses Verhalten läßt sich als Anpassung gegen ein Abdriften der Eier verstehen.

Meine Beobachtungen zu den Laichzeiträumen und Entwicklungsstadien deuteten bei den Bachlaichern auf Larvalentwicklungszeiten ≥ 1 Jahr hin (durchschnittliche Laichgewässertemperatur: 17,6°C). Nach Weygoldt (1986) besteht in dauernd wasserführenden Bächen kein Selektionsdruck darauf (wie etwa in temporären, stehenden Kleingewässern) die Entwicklung in kurzer Zeit abzuschließen, d. h. möglichst warme, exponierte Gewässer zur Eiablage aufzusuchen. Unterstützt wird diese Ansicht dadurch, daß die Laichbäche insgesamt weniger exponiert (45 % der Laichgewässer waren voll exponiert, vgl. Stehgewässerlaicher: 87,7 %) und stärker bewachsen waren als die stehenden Laichgewässer (der Median der Laichgewässerdeckung betrug 2, d. h. 5–25 % der Laichgewässerfläche waren von Wasserpflanzen bedeckt (vgl. Stehgewässerlaicher: ≤ 5 %), obwohl stehende Gewässer i. d. R. stärker bewachsen sind als Bäche. Vermutlich ist ein schützender Wasserpflanzen Teppich für die Bachlaicherlarven sogar vorteilhaft.

Die Rufe der Männchen waren in bezug auf die soziale Organisation individueller Natur (vgl. Duellman & Trueb 1986, pp. 97–107), d. h. die Rufe eines Männchens einer Art waren nicht auf die Rufe eines anderen Männchens dieser Art synchronisiert, was sehr wahrscheinlich im Zusammenhang mit den Fortpflanzungsterritorien der Männchen steht. Die Fortpflanzungsterritorien waren entweder durch mehr oder weniger gleichmäßige Verteilung der rufenden Männchen entlang der Bäche entstandene lineare Geländeabschnitte (*Amolops afghanus*, *Megophrys parva*, *Rana liebighii*, *Rana sikimensis*, *Rana rostandi*) oder einzelne, für die Eiablage geeignete Steine (*Scutigera alticola*, *Rana polunini*). (Letzteres deute ich als Anpassung an die begrenzte Anzahl für die Laichablage geeigneter Steine in der Kältesteppezonen). Ich vermute, daß ein Männchen sich soweit von einem rufenden zweiten Männchen entfernt, bis dessen Rufe unter eine gewisse Lautstärkeschwelle gesunken sind (bei *M. parva* und *R. rostandi* waren die Abstände zwischen rufenden Männchen bei starkem Bachrauschen kleiner als bei schwachem). Auf diese Weise läßt sich auch die lineare Anordnung der rufenden Männchen entlang der Bäche erklären.

Bis auf *S. alticola* waren die Rufe der bachlaichenden Arten dem Laichhabitat „Bach“ so angepaßt, daß sie trotz des Bachrauschens deutlich und oft weit zu hören waren. Die Rufe waren, ausgenommen *M. parva*, in unregelmäßigen Abständen vorgetragene, kurze und hohe Einzelrufe (*A. afghanus*, *R. sikimensis*) oder kurze Strophen reiner, deutlich voneinander abgesetzter Töne (*R. liebighii*, *R. rostandi*, *R. polunini*). Bei *S. alticola* sind vermutlich deshalb solche Rufe nicht entstanden, da erstens keine Flächenterritorien besetzt werden und zweitens sich beide Geschlechter stets unmittelbar am, meist sogar im Gewässer aufhalten. In diesem Fall dienen die Rufe vermutlich nurnmehr der Nahorientierung und als Isolationsmittel (vgl. Duellman & Trueb 1986, pp. 97–107).

Die Bachlaicher des Untersuchungsgebiets (wobei ich die beiden *Amolops* Arten mangels ausreichender Daten ausklammern muß) sind opportunistische Laicher (nach Wells 1977; in bezug auf *Paa* siehe auch Dubois 1976), was ihnen die Möglichkeit bietet, ihre permanent wasserführenden Laichhabitate langfristig zu nutzen. Die Balz der beiden Kältesteppenarten *S. alticola* und *R. polunini* beginnt vermutlich deshalb schon im Mai (Beginn der Vegetationsperiode in dieser Zone), damit die warme, und ab Ende Juni niederschlagsreiche Jahreszeit (die Winter sind lang, kalt und trocken) vollständig zur Larvalentwicklung zur Verfügung steht. Die Arten der temperaten Zone (*R. rostandi*, *R. liebighii*) beginnen mit der Balz in der bereits niederschlagsreicheren Vormonsunzeit Anfang Juni, die subtropischen (*R. sikimensis*, *M. parva*) erst mit Beginn des Monsuns Ende Juni.

Die Möglichkeit einer deutlichen Unterteilung der Anuren des Untersuchungsgebiets in bach- und stehgewässerlaichende Arten läßt sich nur historisch verstehen, und zwar insofern als die Vorfahren der rezenten Arten auf die vorhandenen Laichhabitate, insbesondere in bezug auf die anthropogenen Gewässer (Reisfelder z. B.), bereits über entsprechende Präadaptationen verfügten. Ein zusätzlicher Aspekt der vergleichenden Betrachtung von Fortpflanzungsstrategien und Larvalentwicklung der bach- und stehgewässerlaichenden Anurenarten des Untersuchungsgebiets ist die Tatsache konvergenter morphologischer und ethologischer Anpassungen innerhalb verschiedener übergeordneter Taxa an die ökologischen Bedingungen ihrer jeweiligen Laichhabitate.

Temporäre Laichgewässer

Einige Anurenarten des Untersuchungsgebiets wiesen einen hohen Prozentsatz an ephemeren Laichgewässern auf (*Bufo melanostictus* 60%, *Bufo himalayanus* 42%, *Rana cyanophlyctis* 78%, *Rana limnocharis* 100%), wobei es sich um ausschließlich stehgewässerlaichende Arten (s. o.) handelte. Haben die Stehgewässerlaicher auf Grund des Gewässerangebots keine andere Wahl als in temporären Gewässern zu laichen oder bieten ihnen solche Laichgewässer gegenüber perennierenden möglicherweise Vorteile?

Bufo himalayanus laichte nördlich von Kalopani häufiger in ephemeren Kleingewässern (durchschnittliche Temperatur: 21,5°C) des breiten Kali Gandaki Schotterbetts als in perennierenden, aber deutlich kühleren Gewässern (durchschnittliche Temp.: 13,5°C), obwohl diese zahlreicher vorhanden waren. Im Gebiet nördlich von Dhumpus (2550–2600 m) laichte *Bufo himalayanus* nur noch in ephemeren, dafür aber voll exponierten Gewässern des breiten Kali Gandaki Flußbetts bzw. dessen Randbereichs, obwohl es auch dort zahlreiche perennierende Gewässer gab. Auch *Rana cyanophlyctis* und *Rana limnocharis* bevorzugten zum Ablaiichen temporäre Gewässer, da zahlreiche zur Verfügung stehende perennierende nicht oder kaum genutzt wurden. Anscheinend werden, trotz reichlichen Vorhandenseins perennierender Gewässer, temporäre Gewässer bevorzugt aufgesucht.

1. Ein Vorteil temporärer Gewässer für die Stehgewässerlaicher besteht wohl in der höheren Temperatur (die durchschnittliche Temperatur der erfaßten temporären Laichgewässer betrug 27,2°C, N = 34, die der erfaßten perennierenden 18,8°C, N = 55), die eine schnellere Entwicklung ihrer ungeschützten und wehrlosen Larven ermöglicht.

2. Im Untersuchungsgebiet stehen an perennierenden Gewässern hauptsächlich Bäche (75 % der perennierenden Gewässer) zur Verfügung, die (außer den niedrigeren Temperaturen) auch auf Grund der Strömung für die Stehgewässerlaicher ungünstiger sind (s. o.: Laichablage, Larvenhabitus, Rufe).

3. Nach Heusser (1972) sowie Alford & Wilbur (1985 a+b) sind solche Gewässer für die Larvalentwicklung am günstigsten, die von möglichst wenigen Larven anderer Arten bewohnt werden bzw. wurden. Bei den meist kleinen temporären Gewässern ist dieser Zustand häufiger anzutreffen als bei den i. d. R. größeren perennierenden Gewässern (85,3 % aller erfaßten temporären Laichgewässer waren nur von einer Larvenart bewohnt; demgegenüber waren es bei perennierenden Gewässern nur 53 %). Außerdem besteht in temporären Gewässern kaum die Wahrscheinlichkeit auf räuberische Fische zu treffen.

Ein sicherlich gewichtiger Nachteil von ephemeren Gewässern für die darin laichenden Tiere ist das Risiko des Austrocknens oder Überspülens, bevor die Entwicklung der Larven abgeschlossen ist. Nur eine sehr hohe Nachkommenzahl kann den Ausfall mehrerer Laichorte bzw. Laichgenerationen durch eine „gelungene“ Generation wieder kompensieren. Diese Voraussetzung bieten die Individuen der stehgewässerlaichenden Arten im Untersuchungsgebiet.

Den höchsten Prozentsatz an ephemeren Laichgewässern im Untersuchungsgebiet wiesen die fast ausschließlich in überfluteten Reisfeldern laichenden Frösche der im tropischen Tiefland weit verbreiteten *Rana-limnocharis*-Gruppe auf. Ihre Larven lebten in den durchschnittlich wärmsten Laichgewässern (34,7°C) und machten die schnellste Entwicklung aller Arten des Gebiets durch. Die Larven zeigten einige Verhaltensweisen, die sie an die Gegebenheiten ihrer Laichgewässer als besonders gut angepaßt erscheinen läßt:

- Die Larven ernähren sich filtrierend, indem sie die Schwanzspitzen, in Schulen schwimmend, im algenreichen Wasser kontinuierlich hin- und herbewegen und dadurch vermutlich einen Nahrungs- und Atemwasserstrom erzeugen (vgl. *Xenopus laevis*, aus Duellman & Trueb 1986).
- Durch aktives Verändern der Ausrichtung der Körperlängsachsen zur Sonne erzeugen die Larven vermutlich ihre optimale Körpertemperatur (vgl. *Hyla regilla*, aus Duellman & Trueb 1986).

Für die nahverwandten *Rana-cyanophlyctis*-Frösche scheinen die etwas kühleren, schlammigen Gewässer (durchschnittliche Temp.: 32,2°C) größere Vorteile (auf Grund ihres Fluchtverhaltens schließe ich auf Feindvermeidung) zu bieten, als eine potentiell kürzere Entwicklungsdauer, da sie auch dann nicht in Reisfeldern laichten, wenn *Rana limnocharis* dort fehlte.

Das zeitliche Auftreten der ephemeren Laichgewässer der beiden *Dicroglossus*-Arten, nämlich genau mit Monsunbeginn, macht den Fortpflanzungsmodus des Explosivlaichens (s. o.) bei diesen beiden Arten verständlich. Andererseits bietet ein opportunistisches Laichen den beiden *Bufo*-Arten einen adaptiven Vorteil in bezug auf das zeitlich unregelmäßige Auftreten ihrer ephemeren Laichgewässer.

44 % der erfaßten ephemeren Laichgewässer im Untersuchungsgebiet waren anthropogenen Ursprungs, d. h. die Ausbreitung der in solchen Gewässern laichenden Tiere wird durch den Menschen gefördert.

4.6 Intraspezifische Variabilität

Eine der Ausgangsfragestellungen war, inwiefern die Arten – auf Grund der sich räumlich schnell ändernden klimatischen Bedingungen in den Himalayadurchbruchstälern – intraspezifischer Variabilität unterliegen. Die beiden zentralhimalayanischen Durchbruchstäler, insbesondere jedoch das Kali Gandakital, zeichnen sich durch ungewöhnliche Klimagradiënten aus. Mit zunehmender Höhe und sinkender Temperatur treten nicht höhere Niederschlagsmengen auf (sonst auf Grund von Steigungsregen die Regel), sondern zunehmende Trockenheit, verursacht durch den „Regenschirmef-

fekt“ der Himalayahauptkette sowie thermische Ausgleichswinde (vgl. 2.1). Innerhalb der Durchbruchstäler wird es demzufolge mit zunehmender Höhe kälter und trockener.

Die Ergebnisse einer Reihe von Arbeiten, die sich mit Körperproportionen von Anuren in Abhängigkeit von Klimagradienten befaßten, ergeben ein äußerst uneinheitliches Bild: Schuster (1950, Herpetofauna Mitteleuropas), Ruibal (1957, *Rana pipiens*) und Martof & Humphries (1959, *Rana sylvatica*) zeigten, daß die von ihnen untersuchten Anuren mit zunehmender Temperatur größer wurden. Das Gegenteil zeigte Ray (1960) an Juvenilen von *Rana sylvatica* und Narins (1986) an *Eleutherodactylus coqui*. Außerdem ergab ein Literaturreview von Ray (1960), daß bei 80 % von 40 Arten poikilothermer Wirbeltiere die Bergmannsche Regel gilt (je kälter desto größer). Nevo (1972, *Bufo viridis*; 1973, 2 Arten der Gattung *Acris*) und Blair & Littlejohn (1960, *Pseudacris* sp.) zeigten, daß ihre untersuchten Tiere bei zunehmender Trockenheit größer wurden. Dementgegen waren bei Vogt & Jameson (1970, *Hyla regilla*) und Jameson et al. (1973, *Hyla regilla*) die untersuchten Tiere in feuchteren Regionen größer als die in trockenen.

Nur die Himalayakröte *Bufo himalayanus* im Kali Gandakital weist ein mehr oder weniger geschlossenes Verbreitungsareal auf, das über mehrere Klimazonen reicht und eine Höhendifferenz von ca. 1400 m umfaßt (vgl. Abb. 3 + 4, Tab. 1). Die Verbreitung von *B. himalayanus* reicht von der humiden subtropischen Zone in 1190 m NN (Tatopani, durchschnittlicher jährlicher Niederschlag: >2000 mm, hygrophiler *Schima-Castanopsis*-Wald) bis zur temperat ariden Zone auf 2600 m NN (Tukche, <500 mm Niederschlag, xerophiler *Pinus-excelsa*-Wald). Auch die Verbreitung von *Rana polunini* reicht, jedoch nur punktuell und in meist kleinen Vorkommen, von 2640 m NN (Chame im Marsyandital, 1000–1500 mm Niederschlag, mesophiler *Picea-smithiana*-*Pinus-excelsa*-Wald) bis 3770 m NN (Muktinath im Kali Gandakital, <400 mm Niederschlag, xerophile Höhensteppe). Beiden Arten scheint – im Vergleich zu den anderen Anurenarten des Untersuchungsgebiets – eine relativ große ökologische Amplitude gemeinsam zu sein, die sich durch die große Toleranz in bezug auf die Laichgewässertemperatur (vgl. Tab. 1, δ -Temperatur der Laichgewässer), das Vorkommen in sehr unterschiedlichen Klima- und Vegetationszonen (s. o.) sowie der panhimalayanschen Verbreitung andeutet (vgl. 4.4).

Trotz der großen Klima- und Vegetationsunterschiede zwischen den Vorkommen der verschiedenen *B. himalayanus*-Populationen ließen sich keine signifikanten Unterschiede in Morphologie (die Messung der Kopf-Rumpf-Längen von Himalayakröten verschiedener Populationen im Untersuchungsgebiet ergab folgendes: [Probennahme jeweils N = 16, 8 Weibchen, 8 Männchen]:

Tatopani (Kali Gandaki, 1189 m):	$\varnothing = 84.1$ mm, sd = 8.3.
Ghasa (Kali Gandaki, 2012 m):	$\varnothing = 86.3$ mm, sd = 8.8.
Tukche (Kali Gandaki, 2590 m):	$\varnothing = 84.8$ mm, sd = 8.4.
Bagarchap (Marsyandi, 2164 m):	$\varnothing = 85.3$ mm, sd = 7.9.

und Verhalten feststellen), außer daß die *B.-himalayanus*-Populationen nördlich von Dhumpus (2540 m, vgl. Abb. 1, an einem Bergrücken bei Dhumpus vollzieht sich ein scharfer Übergang von humiden zu ariden Bedingungen, vgl. 2.1):

1. Ausschließlich ephemere Laichgewässer aufsuchten.

2. Ihre Balzaktivitäten mit Monsunbeginn einstellten. Dort oben, nahe der Höhenverbreitungsgrenze von *B. himalayanus*, bedarf es vermutlich dieser voll exponierten, ephemeren Gewässer, um eine vollständige Entwicklung der Larven überhaupt noch zu ermöglichen (zur Bedeutung ephemerer Laichgewässer vgl. 4.5). In diesem Gebiet schwellen der Kali Gandaki und die Bäche während des Monsuns regelmäßig und oft heftig an (gemäß Informationen Einheimischer). Dies könnte bei den dortigen *B. himalayanus*-Populationen zu einem Selektionsdruck auf eine frühe, bereits rechtzeitig vor dem Monsun beendete Laichzeit geführt haben, da ihre ephemeren Laichgewässer, die sich dort alle im breiten Kali-Gandaki-Flußbett sowie dessen Randbereichs befanden, im Monsun regelmäßig

überflutet werden. Andererseits bietet die Vormonsunzeit, mit den höchsten Temperaturen bei großer Sonnenstundenzahl und bereits höheren Niederschlagsmengen (vgl. 2.1), günstige Bedingungen für die Larvalentwicklung. Solch ein, durch die antagonistische Wirkung zweier Selektionsdrücke entstandenes Gleichgewicht könnte die Ursache für das abweichende Laichzeitregime der *B. himalayanus*-Populationen nördlich von Dhumpus sein.

Die Tatsache, daß die *B. himalayanus*-Individuen im Kali Gandakital, trotz eines erheblichen Temperatur- und Feuchtgradienten, keine nennenswerten Größenunterschiede aufwiesen, könnte auf zwei gegenläufigen Faktoren beruhen:

1. Nevo (1972) zeigte bei *Bufo viridis*, einer Kröte die *Bufo himalayanus* in Größe, Habitat und Lebensweise ähnelt, daß größere Kröten toleranter gegen Wasserverlust waren als kleinere und daß deshalb in trockenen Gebieten die größeren Individuen leben. Gemäß dieser Ergebnisse müßten die *B. himalayanus*-Individuen in der ariden Zone größer sein als die der subtropischen.

2. Andererseits verfügen die Individuen der warmen Klimate über längere saisonale Wachstumsperioden als die der kälteren, was sich bei gleicher Lebensdauer auf eine größere Körpermasse auswirken müßte (vgl. auch Jameson et al. 1973). Das wiederum hieße, daß die *B. himalayanus*-Individuen der subtropischen Zone größer sein müßten als die der temperaten.

Signifikante intraspezifische Variabilität, die nicht als Anpassung verschiedener Populationen einer Art an eine höhenbedingte Änderung klimatischer Faktoren gedeutet werden kann, war bei *Rana rostandi* und *Rana polunini* zu beobachten (zur Verbreitung s. Abb. 3 + 5, Tab. 1). Bei *R. rostandi* waren die Individuen der Populationen von Ghasa (2000 m, untere Verbreitungsgrenze) und vom Kutsab Terna See (2770 m, obere Verbreitungsgrenze) signifikant größer als die Individuen der anderen Populationen (Probennahme jeweils N = 10, 5 Weibchen, 5 Männchen: Ghasa: $\bar{\varnothing} = 63$ mm, sd = 8,6; Kutsab Terna See: $\bar{\varnothing} = 58$ mm, sd = 9; Kalopani: $\bar{\varnothing} = 46$ mm, sd = 9,8; Tukuche: $\bar{\varnothing} = 48$ mm, sd = 8,9. Bei den Männchen der Population vom Kyu Khola (2770 m) waren die Unterarme während der Balz stark verdickt, bei denen von Kalopani nur leicht und bei den Männchen vom Kutsab Terna See und von Tukuche überhaupt nicht. Die Rufe der Männchen waren jedoch bei allen Populationen identisch.

Wie bei *Rana rostandi* unterschieden sich die Individuen der einzelnen *Rana polunini*-Populationen teilweise deutlich, so z. B. die Populationen von Jharkoth (3610 m) und Jomosom (2720 m):

- Größe (Probennahme jeweils N = 20, 10 Weibchen, 10 Männchen): $\bar{\varnothing} = 44,6$ mm, sd = 4,7, gegenüber Individuen der anderen Kali Gandaki Populationen: $\bar{\varnothing} = 37,6$ mm, sd = 4,9.
- Färbung: dunkle Querbänder auf den Extremitäten; dunkles supratympanales Band; Rücken hellgrün bis hellbraun gefärbt; dunkler Balken zwischen den Augen.
- Morphologie: rautenförmige Pupille; Fersengelenk bis zur Schnauzenspitze, bei Juvenilen darüber hinaus; Schwimmhäute zwischen den Zehen leicht konkav.
- Höhere Individuenzahl.

Im Gegensatz dazu waren die Individuen der übrigen Populationen dorsal homogen braun gefärbt, ohne dunkle Balken oder Bänder, das Fersengelenk reichte höchstens bis zum Nasenloch, die Pupille war oval und die Schwimmhäute zwischen den Zehen tief konkav eingeschnitten. Färbung und Morphologie der Individuen der beiden abweichenden Populationen ähnelten sehr denen von *Rana rostandi* (vgl. 4.2). Die Rufe der Männchen ließen jedoch keinen Zweifel daran, daß die Frösche dieser beiden Populationen zur Art *Rana polunini* gehören.

Bei den Männchen der 3 Marsyandi-Populationen traten als sekundäre Geschlechtsmerkmale schwarze verhornte Bruntschwüel an Fersenhöcker und den ersten drei Fingern auf (N = 17), wohingegen bei den Kali Gandaki Populationen diese nur am Fersenhöcker und den ersten beiden Fingern auftraten (N = 32). Die Larven der Marsyandi-Populationen (N = 40, 50–70 mm) waren

z. Zt. der Metamorphose größer als die im Kali Gandakital (N = 57, 45–52 mm). Ansonsten galten bei den Marsyandi-Populationen die *Rana polunini*-Merkmalskombinationen, die im Bestimmungsschlüssel (vgl. 4.2) aufgeführt sind.

Wahrscheinlich sind die Populationen von *R. polunini* und *R. rostandi* – auf Grund der topographischen und klimatischen Gegebenheiten des Gebiets – mehr oder weniger stark voneinander isoliert, wodurch ein Genaustausch verhindert bzw. beeinträchtigt ist. Auf Grund der genetischen Besonderheiten dieser isolierten Populationen ist es gegenüber den anderen Populationen im Lauf der Zeit vermutlich zu solchen unterschiedlichen Merkmalsausprägungen gekommen.

In einem Gebirge wie dem Himalaya, das geologisch die schnellste Hebung überhaupt aufweist, woraus im Lauf der Zeit erhebliche klimatische Unterschiede resultierten, scheint geographische Isolation auf die Populationen einer wenig mobilen Tiergruppe wie die Anuren in hohem Maße genetisch isolierend gewirkt zu haben. Dafür spricht auch die große Zahl an endemischen Arten im Himalaya (vgl. 4.4, Dubois 1981, Nanhoe & Ouboter 1987). Außerdem können nach Dubois (1977b) bei Anuren artbildende Prozesse relativ schnell ablaufen. Möglicherweise entwickelten sich deshalb im Himalaya isolierte Populationen einer Art relativ schnell zu genetisch mehr oder weniger unabhängigen Arten, wodurch man in verschiedenen Höhenstufen der Durchbruchstäler häufiger auf nahverwandte Arten, als auf verschiedene, in ihren Merkmalen graduell variierende Populationen einer Art trifft. Zwei Beispiele aus der Anurenfauna des Kali Gandakitals belegen diese Vermutung:

1. Die nahverwandten Arten (Dubois 1976) der Untergattung *Paa* decken mit ihren Verbreitungsarealen das gesamte Kali Gandakital lückenlos ab (s. Abb. 5): *Rana sikimensis* kommt bis 2050 m NN vor, *Rana rostandi* von 2000–2770 m und *Rana polunini* von 2600–3770. (*Rana liebigii*, in anderen Himalayätälern zusammen mit *R. polunini* die Zone der im Zentralhimalaya endemischen *R. rostandi*-Frösche bewohnend, kommt von 2530–2680 m vor, lebt dort aber in dichter Vegetation und laicht in durchschnittlich größeren Bächen als *R. rostandi*.)

2. Gattung *Bufo*: *Bufo melanostictus* kommt bis 1260 m vor, *Bufo himalayanus* von 1190 bis 2600 m. Hinweise auf die nahe Verwandtschaft beider Arten geben sowohl die Morphologie als auch die Existenz von Hybriden (vgl. 4.8).

4.7 Vergleich Marsyandital – Kali Gandakital

Die beiden großen Durchbruchstäler des Zentralhimalaya ähneln sich in ihrer Topographie, Klimazonierung und Vegetation sehr (vgl. 2). Das Kali Gandakital ist jedoch hauptsächlich in der temperaten Zone wärmer und trockener (Ursachen vgl. 2.1) als das Marsyandital und bildet nur zwischen Kabre und Ghasa (vgl. Abb. 1) eine extrem enge und schroffe Schlucht, wohingegen das Tal des Marsyandi über weite Strecken sehr eng ist. Die Wälder der temperaten Zone sind deshalb im Marsyandital dichter und erstrecken sich in höhere Lagen als im Kali Gandakital. Nur der obere Teil des Marsyanditals, das Manangbhot (3000–3500 m), hat eine breite Talsohle und semiaride bis aride Bedingungen. Die beiden Täler sind durch den Muktinath Himal (niedrigste Erhebung 5100 m NN) voneinander getrennt.

In der temperaten und subalpinen Zone fand ich im Marsyandital weniger Anurenarten als im Kali Gandakital (vgl. auch Nanhoe & Ouboter 1987). In der feucht-temperaten Zone im Marsyandital (1400–3000 m, vgl. 2.1, 2.2) waren es drei Arten: *Rana polunini*, *Bufo himalayanus* und die im Marsyandital zum ersten Mal nachgewiesene Art *Rana liebigii*. In der feucht-temperaten Zone im Kali Gandakital (1800–2500 m; vgl. 2.1, 2.2) waren es dagegen sechs Arten: *Megophrys parva*, *Rana sikimensis*, *Rana liebigii*, *Rana rostandi*, *Amolops formosus* und *Bufo himalayanus*, (wobei *M. parva* und *R. sikimensis* zum ersten Mal in dieser Zone nachgewiesen wurden). In der trocken-temperaten Zone im Marsyandital (3000–3500 m) fand ich nur *Rana polunini*, im Kali Gandakital

dagegen *R. polunini*, *R. liebigii*, *R. rostandi* und *B. himalayanus*. Selbst die subalpin-aride Zone wird im Kali Gandakital bis fast 4000 m NN noch von *Rana polunini* und *Scutiger alticola* bewohnt, wohingegen sich das letzte Anurenvorkommen (*Rana polunini*) im Marsyandital in einem warmen schwefeligen See westlich von Pisang in 3440 m NN befand (vgl. Abb. 5).

Wenn man davon ausgeht, daß die Geschichte der beiden Täler sehr ähnlich verlief (bzgl. der Wiederbesiedlung nach der letzten Eiszeit) und deshalb ursprünglich-tiergeographische Gründe für die rezente Fauna keine entscheidende Rolle spielen dürften, dann sprechen folgende Faktoren für die geringere Artenzahl im Marsyandital:

1. Die Jahresdurchschnittstemperatur liegt im Marsyandital in der temperaten Zone niedriger als im Kali Gandakital (vgl. 2.1).
2. Die temperaten Nadelwälder sind im Marsyandital wesentlich dichter und ausgedehnter als im Kali Gandakital (vgl. 2.2).
3. Die temperate und subalpine Zone im Marsyandital ist durchschnittlich stärker bewölkt als im Kali Gandakital (vgl. 2.1).
4. Das Marsyandital ist insgesamt enger und erhält dadurch weniger Sonneneinstrahlung als das Kali Gandakital.

Die wichtigsten abiotischen Faktoren für die bodenbewohnenden poikilothermen Anuren sind Bodentemperatur und Bodenfeuchte. Bodentemperatur und Bodenfeuchte hängen grundsätzlich von den makroklimatischen Verhältnissen ab, doch werden diese ganz wesentlich von den lokalen Standortfaktoren wie Sonnenexposition, Bodenart und Vegetation modifiziert (Schmidler & Gruber 1980). Da alle Anurenarten der ariden Gebiete (*S. alticola*, *R. polunini* und *R. rostandi*; die Verbreitung von *B. himalayanus* reicht nur geringfügig in die aride Zone hinein) in unmittelbarer Gewässernähe oder innerhalb der Gewässer leben, was ihnen auch bei wenig Luftfeuchte ein Überleben ermöglicht, und nach Dierl & Gruber (1979) die Luftfeuchte unter Steinen und dichten Büschen selbst in den ariden Gebieten relativ konstant und hoch ist, kommt vermutlich dem Faktor Temperatur beim Unterschied der Artenzahl beider Täler die Schlüsselrolle zu. Alle vier obengenannten Faktoren wirken sich auf die Bodentemperatur im Marsyandital negativ aus, wodurch für Anuren ungünstigere Bedingungen geschaffen werden als im Kali Gandakital. Ein Vergleich der Artenzahl der beiden Täler bestätigt somit die Vermutung von Nanhoe & Ouboter (1987) u. a., daß poikilotherme Tiere in trockenen, sonnenexponierten Gebieten in höheren Lagen leben können, als in niederschlagsreichen, öfters bewölkten oder nebligen.

4.8 *Bufo melanostictus* × *Bufo himalayanus*-Hybride

Morphologie: Im Gebiet um Tatopani (Überlappungsgebiet zwischen *Bufo melanostictus* und *Bufo himalayanus*) beobachtete ich zahlreiche Hybridkröten in verschiedenen morphologischen Übergangsformen zwischen den beiden Elternarten. Von Tatopani (1189 m) bis Larjung (2550 m), wo die Hybriden nur noch mit einer Elternart (*Bufo himalayanus*) zusammen vorkamen (vgl. Abb. 4), zeichneten sich jedoch alle Hybride durch ein relativ konstantes, zwischen den Elternarten intermediäres Erscheinungsbild aus. Folgende Tabelle zeigt die Merkmalskombination solch einer intermediären Hybridkröte aus der Nähe von Dana (1446 m):

Merkmale B _h (Vgl. 4.2)	Merkmale B _m (Vgl. 4.2)
Schäldach tief konkav	--
--	Ohrdrüsen nierenförmig
unterbrochene Supraorbitalleisten	Supraorbitalleisten wulstig erhöht, schwarz
--	alle Warzen mit schwarzen Spitzen
Kopf-Rumpf-Länge: 72 mm	--
--	Tympanum etwa zweidrittel der Größe des Auges
--	--
2. Finger länger als der 1.	--
--	Tarsus-Metatarsus-Gelenk reicht bis zum Auge
--	--
Seiten mit roten Flecken	--

Für beide Elternarten untypisch ist die Färbung der Hybriden, die aus dunkelbraunen Bändern (Rücken, Extremitäten) und Flecken (Seiten, Bauch) auf gelblichweißem Grund besteht.

Lebensweise: Bei Tatopani, wo sich das Verbreitungsgebiet von *Bufo himalayanus* und der dort wesentlich häufigeren *Bufo melanostictus* überlappt, fand ich Hybride (Probennahme N = 11) lediglich an für *Bufo melanostictus* typischen, anthropogen offenen Standorten, nicht jedoch innerhalb dichter Vegetation. Im Gegensatz dazu fand ich im gemeinsamen Verbreitungsgebiet von *Bufo himalayanus* und den Hybriden, diese auch innerhalb dichter Sekundärvegetation (Ghasa, Larjung, N = 13) oder in Waldrandregionen (Ghasa, Kalopani, N = 6). In beiden Gebieten stehen offene und bewachsene Lebensräume in etwa gleichen Anteilen zur Verfügung.

An einem Tümpel bei Tatopani beobachtete ich im Rahmen hoher Balzaktivität von *Bufo melanostictus* Anfang Juni, wobei vereinzelt auch *Bufo himalayanus* beteiligt war, ein balzendes Hybridmännchen, das sich durch die für *Bufo himalayanus* charakteristische Rotfärbung der Seiten auszeichnete (vgl. 4.2). Die Rufe dieses Hybridmännchens ähnelten denen beider Elternarten. Eine weitere, an den Seiten rotfleckige Hybride fand ich bei Larjung (2550 m).

Larven: Auch bei den Hybridlarven lassen sich morphologische Zwischenstadien zwischen den beiden Elternarten erkennen (vgl. 4.2). Die Hybridlarven sind braun bis schwarz, mit mehr oder weniger deutlich sichtbarem Supraorbitalleistenansatz, aber meist so groß wie die Larven von *Bufo himalayanus*. Mehrere Dutzend Hybridlarven fand ich jeweils in 4 Tümpeln bei Tatopani (1190 m) und einem Wasserbüffelbecken in Kalopani (2530 m), wo sie teilweise entweder mit *Bufo melanostictus*- oder *Bufo himalayanus*-Larven vermischt vorkamen.

Die Beobachtung, daß Hybridkröten im Kali Gandakital zwischen 1190 und 2550 m NN vorkamen, wobei die Verbreitung der einen Elternart, nämlich *Bufo melanostictus* nur bis 1260 m NN reichte, ermöglicht folgende Interpretationen:

1. Die Hybriden wandern aus ihrem Entstehungsgebiet, der Überlappungszone beider Elternarten im Raum Tatopani (1189 m), ab.

2. Es handelt sich nicht um Hybriden, sondern um Individuen einer eigenen Art.

3. Die Hybriden pflanzen sich hybridogenetisch fort, d. h. sie bilden nur Gameten mit dem Chromosomensatz eines Elternteils (in diesem Fall: *B. melanostictus*) und reproduzieren sich indem sie sich mit dem anderen Elternteil (*B. himalayanus*) verpaaren (vgl. Günther 1979, bzgl. *Rana „esculenta“*).

Die Topographie des Gebiets sowie die Beobachtungen von Blab (1984) bei *Bufo bufo* (der Radius des Jahreslebensraums von *Bufo bufo*, der am weitesten wandernden heimischen Kröte, liegt bei maximal 2,2 km) sprechen gegen eine Wanderung von Hybriden aus dem Raum Tatopani (1189 m, subtropisch-humid) bis nach Larjung (2550 m, temperat-semiarid, 16 km Luftlinie entfernt). Auf Grund der Hybridsituation im Überlappungsgebiet von *B. melanostictus* und *B. himalayanus*, von Beobachtungen bei der Balz sowie auf Grund von Morphologie und Verhalten der Larven, halte ich auch das Bestehen einer eigenen Art für unwahrscheinlich. Viel mehr erinnert das mehr oder weniger konstante, zwischen den Elternarten intermediäre Erscheinungsbild der Hybriden im Gebiet nördlich von Tatopani und das Vorhandensein nur einer Elternart, an die Situation der europäischen Wasserfrosch-Gruppe (*Rana „esculenta“-Komplex*, Günther 1979).

Eine weitere Besonderheit dieser Hybridsituation besteht darin, daß die Hybriden im gemeinsamen Verbreitungsgebiet der beiden Elternarten im Raum Tatopani in verschiedenen morphologischen Zwischenstufen auftreten, wohingegen sie in ihrem gemeinsamen Areal mit *B. himalayanus* (1260–2550 m) mehr oder weniger konstant intermediären Habitus zeigen. Im Marsyandital, wo keine Überlappungszone zwischen *B. melanostictus* und *B. himalayanus* existiert, fand ich keine Hybriden. Nanhoe & Ouboter (1987) berichteten über *B. melanostictus* × *B. himalayanus* Hybriden auf der Südseite des Annapurna-Massivs folgendes: "They were collected at forest clearings, at altitudes intermediate between the altitudinal ranges of *B. melanostictus* and *B. himalayanus*."

Das unterschiedliche Erscheinungsbild der Hybriden aus dem Überlappungsbereich von *B. melanostictus* und *B. himalayanus* bei Tatopani und denjenigen nördlich davon beruht möglicherweise auf verschiedenen Hybridbildungsprozessen. Um die Fragen, die diese Hybridsituation aufwerfen, zu untersuchen, müßte einerseits mit zytologischen und elektrophoretischen Methoden vorgegangen werden, andererseits wäre zu prüfen, ob in anderen Gebieten des Himalaya weitere Hybridzonen vorhanden sind und wie diese strukturiert sind.

5. Der Einfluß des Menschen auf die Amphibien im Untersuchungsgebiet

Der "King Mahendra Trust for Nature Conservation In Nepal" bemüht sich seit einigen Jahren, große Teile des Annapurna-Massivs – unter Miteinbeziehung der beiden großen Durchbruchstäler – als Nationalpark unter Schutz zu stellen. Die Kenntnis der Lebensweise der Tiere dieses Gebiets soll eine der Grundlagen für ein Management schaffen, das sowohl den Ansprüchen der Bevölkerung als auch der zu schützenden Tierwelt in möglichst effizienter Weise nachkommen soll.

Die Amphibienarten der beiden Durchbruchstäler des zentralen Nepal-Himalaya werden auf völlig unterschiedliche Weise vom Menschen beeinflusst, und lassen sich auf Grund dessen in drei Gruppen einteilen (vgl. 4.4 + Abb. 3):

1. Die Kulturfolger der tropisch-subtropischen Zone (vgl. 2.2): *Bufo melanostictus*, *Rana cyanophlyctis* und die Frösche der *Rana-limnocharis*-Gruppe. Auf diese Arten wirkt sich der menschliche Einfluß positiv aus. Ihre bevorzugten Lebensräume wurden bzw. werden durch anthropogene Veränderung der ursprünglichen Landschaft (vgl. 2.3) überhaupt erst in größerem Rahmen geschaffen. Der Anteil an anthropogenen Laichgewässern ist bei diesen 3 Arten hoch (durchschnittlich 66%). Auch die subtropisch bis temperat-arid verbreitete, offene Habitate liebende *Bufo himalayanus* wird durch die anthropogene Öffnung der Landschaft gefördert.

2. Die Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in der trocken-temperaten Zone (vgl. 2.2): *Rana rostandi*, *Rana polunini* und *Scutiger alticola*. Bei diesen Arten, die sowohl innerhalb von Vegetation als auch an offenen Standorten vorkommen, halten sich die Auswirkungen menschlicher Eingriffe in etwa die Waage oder sie werden nicht unbedingt negativ davon beeinflusst. Den beiden gewässerbewohnenden Arten *Rana polunini* und *Scutiger alticola* kommen die zahlreichen Bewässerungskanäle und Teiche zugute, andererseits wurden viele ihrer ursprünglichen Lebensräume (Bäche) aufgestaut

oder umgeleitet. *Rana rostandi*-Frösche leben zwar hauptsächlich in gewässernaher Vegetation, kommen aber auch an vegetationslosen Stellen vor. Dort leben sie dann entweder innerhalb der Bäche oder in deren unmittelbarer Umgebung, d. h. sie können Entwaldung tolerieren. Bei Marpha konnte ich *Rana rostandi* nicht finden, obwohl Dubois dort 1974 und 1976 welche fand. Dies könnte möglicherweise mit dem massiven Einsatz von Pestiziden in den Obstplantagen von Marpha zusammenhängen. Der Anteil an anthropogenen Laichgewässern dieser drei Arten liegt deutlich niedriger (durchschnittlich 27%) als bei den Arten von (1).

3. Die Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in der subtropisch bis feucht-temperaten Zone (vgl. 2.2): *Megophrys parva*, *Amolops afghanus*, *Amolops formosus*, *Rana sikimensis* und *Rana liebigii*. Die Frösche aller dieser Arten leben bevorzugt in dichter Vegetation, wodurch sie von menschlichen Eingriffen mehr oder weniger negativ beeinflusst werden. Dort wo dichte Vegetation verschwunden ist, war keine dieser Arten mehr anzutreffen. Glücklicherweise ist zumindest die bachbegleitende Vegetation, als wichtiger Lebensraum dieser Arten, noch weitgehend vorhanden. Falls es jedoch zu zunehmender Entblößung der Bachläufe kommt, z. B. durch höhere Hochwasserpeaks auf Grund zunehmender Entwaldung, so ist mit einem starken Rückgang der Individuenzahl dieser Arten zu rechnen. Außerdem wird *Rana sikimensis* und *Rana liebigii* ihres Fleisches wegen massiv nachgestellt. Die Laichgewässer dieser fünf Arten waren ausschließlich natürlichen Ursprungs.

Den Fröschen der 5 Arten, die in die dritte Gruppe fallen, könnte jedoch durch einen wenig aufwendigen Schutz der – für den Menschen unbedeutenden – bachbegleitenden Vegetation, ein Überleben mit großer Wahrscheinlichkeit gesichert werden.

6. Zusammenfassung

Von Mai bis August 1988 untersuchte ich in den beiden Durchbruchstätern des zentralen Nepal-Himalaya Ökologie, Ethologie, Morphologie und Verbreitung der 12 dort lebenden Anurenarten. Auf Grund der räumlich sich schnell ändernden klimatischen Faktoren in diesen Tälern war es von besonderem Interesse, wie sich diese klimatischen Unterschiede auf die Populationen und Arten der dortigen Froschlurche ausgewirkt haben.

Die 12 Anurenarten des Untersuchungsgebiets lassen sich gemäß ihrer tiergeographischen Zuordnung, ihrer Habitate und ihrer Verbreitung im Untersuchungsgebiet in drei Gruppen einteilen:

1. Die panorientalischen Arten *Bufo melanostictus*, *Rana cyanophlyctis* und *Rana limnocharis* der anthropogen-offenen Habitate der tropischen und subtropischen Zone.

2. Die osthimalayanisch-indochinesischen Arten *Amolops afghanus*, *Amolops formosus*, *Megophrys parva*, *Rana sikimensis* und *Rana liebigii* mit Verbreitungsschwerpunkt in den meist relikttären natürlichen Lebensräumen der subtropischen und humid-temperaten Zone.

3. Die stark gewässergebundenen Arten *Rana rostandi* (zentralhimalaya-endemisch), *Rana polunini* (panhimalayanisch) und *Scutiger alticola* (tibetisch) mit Verbreitungsschwerpunkt in der temperat-ariden und subalpinen Zone. Hinzu kommt die ubiquiste Art *Bufo himalayanus* (panhimalayanisch), deren Verbreitung von der subtropischen bis zur temperat-ariden Zone reicht.

Die Laichgewässer der Anuren des Untersuchungsgebiets versuchte ich nach ökologisch relevanten Faktoren zu charakterisieren und zu vergleichen. Es lassen sich zwei Gruppen von Arten auf Grund ihrer bevorzugten Laichgewässer unterscheiden:

1. Die Bachlaicher (*Amolops*, *Rana* (*Paa*), Pelobatidae); mit Verbreitungsschwerpunkt in den eigentlichen Himalaya-Durchbruchsschluchten und den Gebieten nördlich der Himalayahauptkette.

2. Die Stehgewässerlaicher (*Bufo*, *Rana* (*Dicroglossus*)); mit Verbreitungsschwerpunkt in der tropisch-subtropischen Vorbergzone südlich der Hauptkette.

Die Arten beider Gruppen wiesen eine Reihe besonderer Anpassungen an ihre jeweiligen Laichgewässer auf (wobei temporären Laichgewässern bei den Stehgewässerlaichern eine besondere Bedeutung zukam):

Bachlaicher	Stehgewässerlaicher
<ul style="list-style-type: none"> – Eier unter Steinen befestigt – Entwicklungsdauer ≥ 1 Jahr – Larven nachtaktiv – Balz i. d. R. nicht in Fortpflanzungsgesellschaften – opportunistische Laicher – Rufe der Männchen individuell – Fortpfl.-Territorien linear entlang der Bäche, oder einzelne Steine 	<ul style="list-style-type: none"> – Eier im freien Wasser – Entwicklungsdauer < 10 Wochen – Larven tag- und nachtaktiv – Balz in Fortpflanzungsgesellschaften – <i>Bufo</i> laicht opportunistisch, <i>Dicroglossus</i> explosiv – Rufe synchronisiert – Fortpfl.-Territorien flächig-zweidimensional

Ein Vergleich der temperaten und subalpinen Zonen der beiden untersuchten Täler erbrachte eine größere Zahl an Anurenarten im insgesamt trockeneren und sonnigeren Kali Gandakital (6 Arten; im Marsyandital 3 Arten). Außerdem reichte die Verbreitung von Froschlurche im Kali Gandakital in höhere Lagen als im dichter bewaldeten Marsyandital. Beides unterstützt die Hypothese von Nanhoe & Ouboter (1987) u. a., die besagt, daß poikilotherme Tiere in trockenen, sonnenexponierten Gebieten in höheren Lagen existieren können, als in feuchten und stärker bewölkten.

Unter der isolierenden Wirkung der topographischen Verhältnisse in den Durchbruchstätern wirkten sich die stark variierenden klimatischen Bedingungen bei Anuren auf eine Artbildung anscheinend besonders günstig aus, wofür u. a. die hohe Zahl endemischer Arten im Himalaya spricht. Vermutlich ließen sich deshalb bei den Anuren des Untersuchungsgebiets in verschiedenen Höhen- und Klimazonen eher nahverwandte Arten [2 Arten der Gattung *Bufo*, 4 Arten von *Rana* (*Paa*)] finden als variierende Populationen einer Art, d. h. eine Anpassung an die steilen Gradienten abiotischer Faktoren in den Tälern vollzog sich anscheinend mehr im Rahmen nahverwandter Arten als im Rahmen intraspezifischer Variabilität.

Ein großes Fragezeichen werfen die *Bufo melanostictus* \times *Bufo himalayanus* Hybride im Kali Gandakital auf. Im größten Teil ihres Verbreitungsareals (1 260–2 550 m NN) kamen die Hybriden nur mit einer Elternart, *Bufo himalayanus*, zusammen vor. Auf Grund der Hybridensituation im Überlappungsgebiet von *Bufo melanostictus* und *Bufo himalayanus* (1 190–1 260 m NN), von Beobachtungen bei der Balz und auf Grund der Topographie halte ich sowohl das Bestehen einer eigenen Art, als auch einer Wanderung der Hybriden in die Gebiete ihrer oberen Verbreitungsgrenze für unwahrscheinlich. Viel mehr erinnert diese Hybridensituation an einen hybridogenetischen Fortpflanzungsmodus, wie er von der europäischen Wasserfroschgruppe, dem *Rana „esculenta“*-Komplex (Günther 1979), bekannt ist.

Der menschliche Einfluß auf die Froschlurche des Untersuchungsgebiets ist äußerst gegensätzlicher Natur:

1. Die Arten der anthropogen-offenen Habitats der tropischen und subtropischen Zone werden in ihrer Verbreitung durch den Menschen gefördert.
2. Die in dichter Vegetation lebenden Arten mit Verbreitungsschwerpunkt in der subtropischen und feucht-temperaten Zone sind durch den Menschen in ihrer Existenz bedroht.

3. Auf die Arten der ariden Gebiete wirken sich anthropogene Einflüsse z. T. negativ, z. T. aber auch positiv aus.

Literatur

- Alford, R. A. & Wilbur, H. M. 1985a. Priority effects in experimental pond communities: competition between *Bufo* and *Rana*. — *Ecology* **66**(4): 1097–1105
— & — 1985b. Priority effects in experimental pond communities: responses of *Hyla* to *Bufo* and *Rana*. — *Ecology* **66**(4): 1106–1114
- Blab, J. 1984. Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere. Bonn-Bad Godesberg
- Blair, W. F. & Littlejohn, M. J. 1960. Stage of speciation of two allopatric populations of chorus frogs. — *Evolution* **14**: 83–87
- Dierl, W. & Gruber, U. 1979. Habitat Conditions in the Transitional Faunal Zone in Central Nepal. — *Spixiana* **2**(1): 1–47
- Dobremez, J.-F. & Jest, C. 1971. Carte écologique du Népal. 1. Région Annapurna-Dhaulagiri. — Cah. Nép. C. N. R. S., Paris
- Dubois, A. 1973. Diagnoses de trois espèces nouvelles d'Amphibiens du Népal. — *Bull. Soc. Zool. Fr.* **98**: 495–497
— 1974. Liste commentée d'Amphibiens récoltés au Népal. — *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, 3. sér. **213** (Zool. 143): 341–411
— 1975. Un nouveau complexe d'espèces jumelles distinguées par le chant: les grenouilles du Népal voisines de *Rana limnocharis* Boie. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. **281**, sér. D: 1717–1720
— 1976. Les grenouilles du sous-genre *Paa* du Népal (famille Ranidae, genre *Rana*). — *Cah. Nép. Doc.* **6**, C. N. R. S. Paris: 1–272
— 1977a. Observations sur le chant et les relations interindividuelles chez quelques grenouilles du sous-genre *Paa* du Népal. In: Y. Leroy (éd), *Etho-écologie des communications chez les amphibiens*. — *Bull. Soc. Zool. Fr.* **102**, suppl. 2: 163–181
— 1977b. Les problèmes de l'espèce chez les Amphibiens Anoures. — *Mém. Soc. zool. Fr.* **39**: 161–284
— 1981. Biogéographie des amphibiens de l'Himalaya. In: *Paléogéographie et biogéographie de l'Himalaya et du sous-continent indien*. — Cah. Nép., C. N. R. S. Paris: 63–74
- Duellman, W. E. & Trueb, L. 1986. *Biology of Amphibians*. — New York
- Günther, R. 1979. Die europäische Wasserfrosch-Gruppe — ein evolutionsbiologischer Sonderfall. — *Biol. Rdsch.* **17**: 217–228
- Heusser, H. 1972. Intra- und interspezifische Crowdingeffekte bei Kaulquappen einheimischer Anuren-Arten. — *Vjschr. Naturf. Ges. Zürich* **117**: 121–128
- Jameson, D. L. et al. 1973. Weather, climate, and external morphology of Pacific tree toads. — *Evolution* **27**: 285–302
- Liu, C. C. 1950. Amphibians of Western China. — *Fieldiana, Zool. Mem. Chicago* **2**: 1–400
- Martof, B. S. & Humphries, R. L. 1959. Geographical variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. — *Amer. Midl. Nat.* **6**: 350–389
- Nanhoe, L. M. R. & Ouboter, P. E. 1987. The Distribution of Reptiles and Amphibians in the Annapurna-Dhaulagiri Region (Nepal). — *Zool. Verh. Leiden* **240**: 1–105
- Narins, P. M. 1986. Clinal variation of anuran advertisement calls: basis for incipient speciation? — In: *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. München* 1986
- Nevo, E. 1972. Climatic adaptation in size of the green toad (*Bufo viridis*). — *Israel J. Med. Sci.* **8**: 1010
— 1973. Adaptive variation in size of cricket frogs. — *Ecology* **54**: 1271–1281
- Obst, F. J. et al. 1988. *Atlas of Reptiles and Amphibians for the Terrarium*. — Neptune City (N. J.)
- Ray, C. 1960. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilothermes. — *J. Morph.* **106**: 85–108
- Ruibal, R. 1957. An altitudinal and latitudinal cline in *Rana pipiens*. — *Copeia* **3**: 212–221
- Schuster, O. 1950. Die klimaparallele Ausbildung der Körperproportionen bei Poikilothermen. — *Abh. Senk. Naturf. Ges.* **492**: 1–89
- Swan, L. W. & Leviton, A. E. 1962. The herpetology of Nepal: a history, check list, and zoogeographical analysis of the herpetofauna. — *Proc. Cal. Ac. Sci.* **XXXII** (6): 103–147
- Troll, C. 1967. Die klimatische und vegetationsgeographische Gliederung des Himalaya-Systems. — *Khumbu Himal* **1**: 353–388

- Vogt, T. & Jameson, D. L. 1970. Correlation between change in weather and change in morphology of *Hyla regilla* in southern California. — *Copeia* 1970: 135–144
- Wells, K. D. 1977. The social behavior of Anuran Amphibians. — *Anim. Behav.* **25**: 666–693
- Weygoldt, P. 1986. Beobachtungen zur Ökologie und Biologie von Fröschen an einem neotropischen Bergbach.
— *Zool. Jb. Syst.* **113**: 429–454